P. 260 C3
2 ex

ISBN 2-85653-138-5

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre
TOME 51

Mireille GAYET

RAMALLICHTHYS GAYET DU CÉNOMANIEN INFÉRIEUR MARIN DE RAMALLAH (JUDÉE), UNE INTRODUCTION AUX RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES OSTARIOPHYSI

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1986

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

© *Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle*, 1986

Source : MNHN, Paris

B-260c

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRE DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la Terre, Tome 51

RAMALLICHTHYS GAYET DU CÉNOMANIEN INFÉRIEUR MARIN DE RAMALLAH (JUDÉE), UNE INTRODUCTION AUX RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES OSTARIOPHYSI

par

Mireille GAYET *

SOMMAIRE

INTRODUCTION 5

I. — HISTORIQUE 6
II. — MATÉRIEL ÉTUDIÉ 7
III. — MÉTHODES DE PRÉPARATION ET D'ÉTUDE 9
IV. — ABRÉVIATIONS 10

PREMIÈRE PARTIE

Genre *RAMALLICHTHYS* Gayet, 1982b 13
RAMALLICHTHYS orientalis Gayet, 1982b 14

DESCRIPTION ANATOMIQUE 15

I. — FORME GÉNÉRALE DU CORPS ET REVÊTEMENT 15

II. — DESCRIPTION DE LA TÊTE 15

A. — Le neurocrâne 15
B. — Le splanchnocrâne 22
a) Mâchoire supérieure 22
b) Mandibule 24
c) Région ptérygo-carrée 26
d) Arc hyoïde, arcs branchiaux et rayons branchiostèges 31
e) Appareil operculaire 33
f) Série infraorbitaire 35

* Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Musé
3 3001 00259860 2

III. — DESCRIPTION DU SQUELETTE POSTCRÂNIEN 36

A. — La colonne vertébrale 36
a) Description des quatre vertèbres antérieures 36
b) Description des vertèbres postérieures 40

B. — Les nageoires impaires 41
a) Nageoire dorsale 42
b) Nageoire anale 42
c) Squelette caudal axial et nageoire caudale 42

C. — Le squelette appendiculaire 44
a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales 44
b) Ceinture et nageoires pelviennes 45

DEUXIÈME PARTIE

ANALYSE DES CARACTÈRES UTILISÉS PAR FINK & FINK (1981) ET COMPARAISON AVEC CEUX DES FORMES FOSSILES

I. — ANALYSE PROPREMENT DITE 47

1. — Neurocrâne 47
2. — Région orbitale 51
3. — Suspensorium 51
4. — Mâchoires 53
5. — Arcs branchiaux 56
6. — Vessie natatoire 57
7. — Vertèbres antérieures 57
8. — Ceinture pectorale 61
9. — Nageoires pectorales 61
10. — Ceinture et nageoires pelviennes 61
11. — Nageoires dorsale, anale et caudale 61
12. — Caractères divers 63

II. — CONCLUSION À CETTE ANALYSE 64

III. — REMARQUES RELATIVES AU GENRE *CHANOIDES* 67

A) Analyse des caractères utilisés par Patterson (1984a) 67
B) Conclusions relatives à *Chanoides* 69

IV. POSITION DE *RAMALLICHTHYS* AU SEIN DES OSTARIOPHYSI 72

TROISIÈME PARTIE

CONCLUSIONS 73

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 77

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Ramallichthys Gayet 1982 est un genre monospécifique qui provient du Cénomanien inférieur de Ramallah (Judée). Une description anatomique détaillée de cet Ostariophysi est donnée et les caractères qui définissaient les relations phylogénétiques des Ostariophysi (*s. l.*) sont ensuite revus et comparés aux formes fossiles suivantes : *Ramallichthys* Gayet 1982, *Judeichthys* Gayet 1985, *Chanoides* Patterson 1984, *Lusitanichthys* Gayet 1981 et *Salminops* Gayet 1985.

Il s'ensuit que *Ramallichthys* présente des caractères spécialisés que l'on ne retrouve que chez les Cypriniformes (kinethmoïde ; articulation étroite entre le pré-ethmoïde, le vomer et le mésethmoïde ; processus dorso-médial du palatin) et un caractère spécialisé présent chez les Gonorhynchiformes (pariétaux réduits). Il est démontré que les éléments neuraux modifiés des vertèbres antérieures de *Ramallichthys* peuvent jouer le même rôle que l'appareil de Weber d'Otophysi alors que ses éléments hémaux présentent une configuration très proche de celle des Gonorhynchiformes.

Les relations phylogénétiques des Ostariophysi, des Otophysi et des Gonorhynchiformes sont discutées. Il semble qu'aucun de ces trois taxa ne soit monophylétique. De possibles relations phylogénétiques sont suggérées entre Characiformes et Chanoidei d'une part, et entre Cypriniformes et Gonorhynchoidei d'autre part.

ABSTRACT

Ramallichthys Gayet 1982 is a monospecific genus which was recovered from the Lower Cenomanian of Ramallah (Judea). A detailed anatomical description of this ostariophysan genus is given and the characters which defined the general relationships of the Ostariophysi (*s. l.*) are reviewed and compared with thoses of the following fossil forms : *Ramallichthys* Gayet 1982, *Judeichthys* Gayet 1985, *Chanoides* Patterson 1984, *Lusitanichthys* Gayet 1981 and *Salminops* Gayet 1985.

The structure of *Ramallichthys* clearly shows that some specialized characters are only present in the Cypriniformes (kinethmoid ; tight articulation between the pre-ethmoid, vomer and mesethmoid ; dorso-medial process of the palatin) while another feature (a reduced parietal) is only known from the Gonorhynchiformes. It was stated out that the modified neural elements of the anteriormost vertebrae of *Ramallichthys* may play the same functional role as the Weberian apparatus of the Otophysi, yet, its haemal elements show a closely similar modification as in the Gonorhynchiformes. Finally, the phylogenetic relationships of the Ostariophysi, the Otophysi and the Gonorhynchiformes are discussed. It is suggested that each one of those taxa is not a monophyletic group. Possible phylogenetic relationships could have been shared between the Characiformes and the Chanoidei, and between the Cypriniformes and the Gonorhynchoidei.

BIBLIOTHÈQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Ce mémoire a pour but, dans un premier temps, l'étude anatomique, systématique et phylogénétique du genre *Ramallichthys* Gayet en provenance de la partie basale du Cénomanien inférieur de Ramallah (Judée).

Le matériel relativement bien conservé, mais peu abondant, a déjà fait l'objet d'une note préliminaire en 1982d, précédée d'une note brève (1982b) pour ériger le genre, afin de rendre les discussions ultérieures plus faciles, et dont le seul but était d'attirer l'attention du monde scientifique sur les relations existant ou non entre ce genre et les deux ordres des Gonorhynchiformes et des Cypriniformes. Tout le matériel n'était pas, à l'époque, préparé par la méthode de transfert et l'étude complète et détaillée n'étant pas terminée, il était impossible de décider de l'attribution de ce genre à l'un ou l'autre de ces deux ordres (ou en dehors), dont il semblait posséder certains caractères ; c'est pourquoi j'ai écrit « ordre et famille *incertae sedis* » (1982b : 405) et, « Si *Ramallichthys* se révèle être un pré-Cypriniforme » (1982b : 406) ; j'ai parlé de « tentatives avortées à côté des lignées cypriniforme et characiforme » (1982b : 407), de « forme avortée au sein du stock ancestral des Ostariophysaires » (1982d : 51). Le tableau (1982d : fig. 12) indiquait clairement, qu'à l'époque, je ne voulais pas (ou ne savais pas) opter pour l'appartenance de *Ramallichthys* à l'un ou l'autre des deux ordres incriminés. C'est pourquoi l'article publié par Fink, Greenwood & Fink (1984) m'a paru non seulement prématuré mais également peu élégant dans la mesure où les auteurs avaient connaissance de la préparation de ce mémoire.

Depuis ces travaux, un apport de matériel et sa préparation à l'acide ont permis de compléter d'une manière très appréciable l'anatomie de *Ramallichthys*, et de mieux comprendre, même si le problème n'est pas simple, sa position systématique et phylogénétique au sein des Ostariophysi. Par ailleurs, le matériel de Ramallah pose un problème particulier. Lors de sa fossilisation, de nombreuses fusions masquent les limites réelles des os ; celles-ci apparaissent avec le temps, soit après attaque à l'acide acétique (mais pas immédiatement), soit après apports successifs d'alcool lors de l'observation, suivis de dessications. C'est ce phénomène qui m'a fait interpréter de manière erronée les limites fronto-pariétales, et il est possible que d'autres limites peu claires, perdent leur ambiguïté dans le futur. Enfin, la découverte dans le Cénomanien marin du Portugal d'un « vrai » Characiforme (Gayet, 1985a, 1985b) différent de *Lusitanichthys* (Gayet, 1980b, 1981a) a relancé le problème crucial de l'apparition multiple de l'appareil de Weber (Gayet & Chardon, sous presse). Par ailleurs, cette découverte ajoutée à celle de *Chanoides* (Patterson, 1984a), autre Ostariophysi marin, argumente l'hypothèse que j'avais déjà formulée, sur l'apparition en milieu marin (méditerranéen ?) de ce super ordre.

La seconde partie de ce travail est une comparaison, quand cela est possible, de tous les caractères proposés par Fink & Fink en 1981 (à l'exception de ceux relatifs aux Siluriformes) avec ceux des formes fossiles. En effet, l'article de Fink & Fink est le dernier en date et le plus complet sur la phylogénie des Ostariophysi *sensu lato*. Il semble à première vue irréfutable puisque 119 caractères sur 127 analysés sont représentés (fig. 43) comme étant des synapomorphies à divers niveaux. Patterson (1984a : 450) estime « qu'il n'a pas trouvé de bonnes raisons pour douter du cladogramme de Fink & Fink ». Sans présager de la valeur positive ou négative de ce cladogramme, j'ai contrôlé lors de l'étude de *Ramallichthys*, un nombre maximum de caractères soit directement sur du matériel de collection, soit par l'intermédiaire des écrits des auteurs. Il s'ensuit que de nombreux caractères ne peuvent à mon avis être acceptés, soit parce que, présents (plus ou moins) dans plusieurs des 4 lignées, ils perdent, leur valeur de synapomorphie au sein d'une lignée, soit parce que les observations anatomiques que j'ai pu faire

Source : MNHN, Paris

sont en désaccord avec celles de Fink & Fink (1981). A ce propos je voudrais faire une remarque ; Fink & Fink, comme de nombreux ichthyologistes, utilisent du matériel de comparaison préparé à la potasse ; cette méthode est incontestablement extraordinaire pour les petits spécimens dont la dissection traditionnelle est excessivement difficile, voire impossible. Néanmoins, il semble que le matériel utilisé soit le plus souvent, pour des raisons évidentes de manipulation, de petite taille et peut-être par conséquent, trés souvent des jeunes. Est-ce pour cette raison que le genre *Chanos* est représenté par ces auteurs sans vomer ventral (fig. 2a) alors que celui-ci existe, bien développé et en contact avec le parasphénoïde ? (Pasleau, 1974 ; obs. pers.). De même, l'ectoptérygoïde ne présente absolument pas cette forme étroite, mais connaît au contraire, un très grand développement postérieur. Quant au palatin et à l'entoptérygoïde (= mésoptérygoïde), ils sont largement au contact l'un de l'autre (fig. 21). Forte de ces constatations, il a été nécessaire, avant d'essayer de placer les formes fossiles dans ce cladogramme (ou en dehors), de contrôler, dans la mesure du possible, tous les caractères incriminés puisque les formes fossiles considérées ne sont que des adultes.

I. — HISTORIQUE

Le problème des relations existant entre les Gonorhynchiformes et les Cypriniformes ne date pas de nos jours. Dès 1905, Jordan avait en effet déjà remarqué les ressemblances, superficielles il est vrai, existant entre *Chanos* et la Vandoise. En 1843, Richardson avait d'ailleurs appelé le genre *Chanos, Leuciscus*. En 1923, Jordan regroupait, pour la première fois, *Chanos* à *Gonorhynchus, Kneria, Phractolaemus* et *Cromeria* dans le sous ordre des Clupeoidei tout en éloignant *Cromeria* des 4 autres genres. Gosline, en 1960, reconnaissait des relations phylogénétiques entre ces 5 genres qu'il mettait en autant de super familles dans le sous ordre des Gonorhynchoidei. En 1966, Greenwood *et al.* élevaient ce sous ordre au rang des Gonorhynchiformes et le plaçaient à côté des Salmoniformes dans le super ordre des Protacanthopterygii. Si ces auteurs suggèrent l'existence de relations entre les Gonorhynchiformes et les Salmoniformes, ils remarquent également certaines affinités existant entre ce premier ordre et celui des Characiformes ; ils suggèrent que Gonorhynchiformes et Ostariophysi puissent dériver d'un même stock ancestral lui-même dérivé d'un ancêtre salmoniforme. En 1970, Rosen & Greenwood affirment les relations existant entre Gonorhynchiformes et Ostariophysaires et donnent la classification suivante :

Super ordre des Ostariophysi
- Série des Anotophysi
  - Ordre des Gonorhynchiformes
    - Sous ordre des Chanoidei
    - Sous ordre des Gonorhynchoidei
- Série des Otophysi
  - Ordre des Cypriniformes
    - Sous ordre des Characoidei
      - Super famille des Characoidea
      - Super famille des Gymnotoidea
    - Sous ordre des Cyprinoidei
  - Ordre des Siluriformes

S'opposant aux conclusions de Rosen & Greenwood, Roberts, en 1973, considère que placer les Gonorhynchiformes dans les Ostariophysi, « ... taxon de Téléostéens le mieux défini », fait de ceux-ci « un groupe artificiel ». Il émende par conséquent la classification comme suit :

Ordre des Gonorhynchiformes
- Sous ordre des Chanoidei
- Sous ordre des Gonorhynchoidei

Source : MNHN, Paris

Ordre des Cypriniformes
Sous ordre des Characoidei
Super famille des Characoidea
Super famille des Gymnotoidea
Sous ordre des Cyprinoidei
Super famille des Cyprinoidea
Super famille des Cobitoidea
Sous ordre des Siluroidei

L'année suivante (1974), Taverne infirme les idées de Rosen & Greenwood (1970) en citant le travail de Patterson (1975a) alors sous presse. Ce dernier auteur démontre en effet, que si le squelette caudal des Chanoidei est nettement plus primitif que celui des Ostariophysi fossiles, leur crâne est, par contre, dès le Crétacé, très spécialisé et semblable à celui des formes actuelles.

En 1981, Taverne, après avoir démontré qu'*Aethalionopsis*, en provenance des terrains du Wealdien inférieur de Bernissart (Belgique) est en réalité un Chanoidei (et non un Elopomorphe comme l'avait cru Gaudant en 1966), maintient son idée selon laquelle rien ne justifie actuellement le rapprochement des Gonorhynchiformes et des Ostariophysi (*s. s.*).

Nous ne citerons pas ici tous les travaux relatifs à la phylogénie des Ostariophysi au sens large (incluant les Gonorhynchiformes), mais il faut cependant en mentionner deux : celui de Fink & Fink (1981) dans lequel les auteurs concluent que l'ordre des Gonorhynchiformes est le groupe frère plésiomorphe de tous les autres Ostariophysi et celui de Patterson (1984a) qui fait de *Chanoides*, provenant de l'Éocène du Monte Bolca, le groupe frère de tous les Otophysi.

Le terme CHANOIDEI sera employé ici comme taxon regroupant les genres *Chanos, Prochanos, Parachanos, Tharrias, Dastilbe* (cf. Patterson, 1984b), *Aethalionopsis* (Taverne, 1981) et *Rubiesichthys* (Wenz, 1984). Le genre *Chanopsis* (Crétacé inférieur du Zaïre) est considéré actuellement comme un Ostéoglossiforme (Taverne, 1984). Le terme GONORHYNCHOIDEI sera utilisé comme taxon regroupant les genres actuels *Gonorhynchus* auquel semblent reliées les formes fossiles *Notogoneus* (Gaudant, 1981), *Charitosomus* (Gayet, mém. en prép.) et *Judeichthys* (Gayet, 1985b) et, en accord avec Fink & Fink (1981 : 304) et Howes (comm. pers. ; 1985), les formes actuelles d'eau douce (*Kneria, Parakneria, Phractolaemus, Cromeria* et *Grasseichthys*) très spécialisées.

N. B. : Je considère que l'orthographe « *Gonorynchus* » (sans h), inventée par Gronovius (1777 : 55) correspond en fait à une erreur typographique et ce, en accord avec Valencienne (1836 : 224) qui émenda ce terme en « *Gonorhynchus* ». Depuis cette date, cette seconde orthographe a été utilisée par tous les ichthyologistes, au point que ce fut elle qui prima dans « The Fossil Record » (Andrews *et al.*, 1967 : 659) ainsi que dans « The Zoological Record ». Par conséquent, je ne vois aucune raison valable de suivre Greenwood *et al.* (1966) qui, sans explication, ont repris l'ancienne orthographe, non utilisée depuis Valencienne, et choquante pour quiconque ayant quelques notions de grec.

II. — MATÉRIEL ÉTUDIÉ

A. — Abréviations des laboratoires.

HUJ Université Hébraïque de Jérusalem (Israël).
AMNH American Museum of Natural History, New-York (USA).
AUB American University of Beirut (Liban).
BMNH British Museum (Natural History), Londres (Angleterre).
IST Instituto Superior Tecnico, Lisbonne (Portugal).
MNHN Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France).
SGP Service Géologique du Portugal, Lisbonne (Portugal).

Source : MNHN, Paris

B. — Matériel fossile.

Ramallichthys orientalis Gayet : EY 25, EY 41, EY 133d et g, EY 134, EY 381, EY 386 (holotype) et EY 425.

Judeichthys haasi Gayet : EY 432 (holotype).

Lusitanichthys characiformis Gayet : numéros principaux : IST 529, IST 532, IST 556, IST 566, IST 567, IST 569, IST 571, IST 572, IST 573, IST 574, IST 575, IST 576A, IST 576B, IST 577, IST 578, IST 579, IST 580, IST 581, IST 582, IST 588.

Charitosomus hakelensis (Woodward) :	AMNH	8 spécimens
	AUB	13 spécimens
	MNHN	18 spécimens
Charitosomus nov. sp.	MNHN	2 spécimens

(Pour tous les numéros de *Charitosomus*, voir mémoire en préparation).

Notogoneus squamosus	MNHN	1869-481-16
	MNHN	Aix - 33
Notogoneus osculus	MNHN	n° 1869-481-17

C. — Matériel actuel étudié pour comparaison.

Si les paléontologistes précisent toujours les numéros des individus fossiles étudiés, il n'est pas habituel jusqu'à ce jour de donner les numéros de tous les spécimens actuels regardés pour comparaison. Je rompts donc avec la tradition et donne ci-dessous la liste de tous les individus actuels observés pour la rédaction de ce mémoire. De nombreux caractères ont été contrôlés sur les spécimens du British Museum. Malheureusement, à la suite d'un malentendu, les numéros relevés ne sont pas ceux des individus mais ceux correspondant simplement aux genres. Ils ne peuvent donc pas être cités dans ce mémoire.

1) Gonorhynchiformes :

Gonorhynchus gonorhynchus	MNHN (ACT) n° 52
Chanos chanos	MNHN (ACT) n° 53

2) Cypriniformes :

Barbus barbus	MNHN (ACT) n° 3
Barbus canis	MNHN (ACT) n° 109
Barbus longiceps	MNHN (ACT) n° 95
Barbus meridionalis	MNHN (ACT) n° 7
Blicca bjoertina	MNHN (ACT) n° 102
Capoeta damasane	MNHN (ACT) n° 136
Catostomus occidentalis	MNHN (ACT) n° 128
Cyprinus carpio	MNHN (ACT) n° 56
Garra rufa	MNHN (ACT) n° 28
Leuciscus idus	MNHN (ACT) n° 66
Leuciscus leuciscus	MNHN (ACT) n° 4
Microgrex terraesantae	MNHN (ACT) n° 41
Opsarlichthys longiceps	MNHN (ACT) n° 95
Rutilus rutilus	MNHN (ACT) n° 111
Tinca tinca	MNHN (ACT) n° 1

Source : MNHN, Paris

3) Characiformes :

Acestrorhynchus sp.	MNHN (ACT) n° 107
Curimata rhomboides	MNHN (ACT) n° 69
Curimatella alburna	MNHN (ACT) n° 50
Hoplerythrinus unitaeniatus	MNHN (ACT) n° 108
Mauenkhausia dichroura	MNHN (ACT) n° 67
Rhomboides sp.	MNHN (ACT) n° 62
Serrasalmus nattereri	MNHN (ACT) n° 147
Serrasalmus rhombeus	MNHN (ACT) n° 146
Serrasalmus sp.	MNHN (ACT) n° 124
Stigonodon insignis	MNHN (ACT) n° 68
Triportheus angulatus	MNHN (ACT) n° 2

4) Siluriformes :

Ancistrus bufonius	MNHN (ACT) n° 89
Ancistrus multiradiatus	MNHN (ACT) n° 116
Arius africanus	MNHN (ACT) n° 83
Aspredo aspredo	MNHN (ACT) n° 137
Aspredo cotylophorus	MNHN (ACT) n° 106
Aspredo tibican	MNHN (ACT) n° 127
Auchenipterus nuchalis	MNHN (ACT) n° 86
Clarias albopunctatus	MNHN (ACT) n° 6
Clarias lazera	MNHN (ACT) n° 121
Cnidoglanis macrocephalus	MNHN (ACT) n° 88
Corydoras oiapoquensis	MNHN (ACT) n° 131
Diplomystes papillosus	MNHN (ACT) n° 25
Doras brevis	MNHN (ACT) n° 144
Doras crocodyli	MNHN (ACT) n° 44
Euristhmus lepturus	MNHN (ACT) n° 149
Gymnotus carapo	MNHN (ACT) n° 112
Hemiancistrus brachyurus	MNHN (ACT) n° 39
Heterobranchus bidorsalis	MNHN (ACT) n° 140
Hoplasternum littorale	MNHN (ACT) n° 141
Hypostomus spinosissimus	MNHN (ACT) n° RH 195
Loricaria cataphractus	MNHN (ACT) n° 126
Macrones nemurus	MNHN (ACT) n° 45
Malapterus electricus	MNHN (ACT) n° 115
Oxyloricaria lyra	MNHN (ACT) n° 81
Pangasius macronema	MNHN (ACT) n° 148
Parauchenipterus sp.	MNHN (ACT) n° 113
Pimelodella cristata	MNHN (ACT) n° 135
Pimelodus sp.	MNHN (ACT) n° 38
Placastomus spinasissimus	MNHN (ACT) n° RH 195
Platistoma sp.	MNHN (ACT) n° 46
Plotosus anguillavus	MNHN (ACT) n° 130
Pterygoplichthys sp.	MNHN (ACT) n° 123
Silurus glanis	MNHN (ACT) n° 125
Surubim lima	MNHN (ACT) n° 82
Tachysurus dussumieri	MNHN (ACT) n° 85

III. — MÉTHODES DE PRÉPARATION ET D'ÉTUDE

Le matériel en provenance de Ramallah, ne présente aucune difficulté pour sa préparation à l'acide acétique après inclusion dans une résine selon la méthode préconisée par Toombs (1948, 1959) et Toombs & Rixon (1950).

Source : MNHN, Paris

IV. — ABRÉVIATIONS

an	arc neural
Ang	angulaire
Ant	antorbital
axo.dist	axonoste distal
bas.lép	base des lépidotriches
bd.alv	bord alvéolaire
Bocc	basioccipital
br.a.Ecpt	branche antérieure de l'ectoptérygoïde
br.c.s.fr	branche du canal sensoriel en direction du frontal
b.c.s.pa	branche du canal sensoriel en direction du pariétal
br.c.s.pop	branche du canal sensoriel en direction du préopercule
br.épo.Pt	branche épiotique du posttemporal
br.int.Pt	branche intercalaire du posttemporal
CHy1	cératohyal proximal
CHy2	cératohyal distal
Cl	cleithrum
Claus	claustrum
c.md	canal mandibulaire
c.me	cartilage de méckel
com.op	commissure operculaire
com.stp	commissure supratemporale
com.tr	commissure transverse
Cor	coracoïde
c.pl	côte pleurale
c.pop	canal préoperculaire
cr.Enpt.pal	crochet de l'entoptérygoïde pour l'articulation du palatin
c.s	canal sensoriel
c.s.o	canal supraorbitaire
Dent	dentaire
Dsph	dermosphénotique
dép.lig	dépression ligamentaire
d.ph	plaque dentée pharyngienne
Ecpt	ectoptérygoïde
en	épine neurale
Enpt	entoptérygoïde
Ep	épural
Epo	épiotique
Ethm.lat	ethmoïde latéral
Ethm.pal	ethmopalatin
Exoc	exoccipital
fa.art.hmd	facette articulaire pour l'hyomandibulaire
fen.caud	fenêtre caudale
f.m.d.op	fosse pour le muscle dilatateur de l'opercule
fo.n	foramen de l'arc neural
font.ant	fontanelle antérieure
fr	frontal
g.a.h	gouttière pour l'artère hyoïdienne
g.pelv	gouttière pelvienne
g.vo	gouttière pour le vomer
hem.ep.n	hémiépine neurale
Hmd	hyomandibulaire
h.PU (1.2...)	épine hémale de la vertèbre préurale 1, 2 ...
Hy	hypural

Source : MNHN, Paris

Hyp.d	hypohyal dorsal
Hyp.v	hypohyal ventral
ins.lig.hyp	insertion ligamentaire pour les hypuraux
Inter	intercalarium
Iop	interopercule
Iorb1	lacrymal
Iorb	infraorbital
H.tête	hauteur maximale de la tête
Kinth	kinethmoïde
L.a.A.	longueur anté nageoire anale
L.a.D	longueur anté nageoire dorsale
L.a.P.	longueur anté nageoires pelviennes
lig	ligament
L.st	longueur standard
L.T	longueur totale
Mesth	mésethmoïde
Mpt	métaptérygoïde
Mx	maxillaire
Na	nasal
n.PU (1, 2 ...)	épine neurale de la vertèbre préurale 1, 2 ...
Obs	orbitosphénoïde
Op	opercule
O.pelv.	os pelvien
Pa	pariétal
Pal	palatin
parap	parapophyse
Pb	pharyngobranchiaux
PCl	postcleithrum
PCl.d	postcleithrum dorsal
PCl.v	postcleithrum ventral
Pect	nageoire pectorale
PHy	parhypural
pl.dt	plaque dentée
pl.p.Mx	plaque postérieure du maxillaire
Pls	pleurosphénoïde
Pmx	prémaxillaire
Pop	préopercule
post.zyg.inf	postzygapophyse inférieure
post.zyg.sup	postzygapophyse supérieure
pr.a.Cor	processus antérieur du coracoïde
pr.a.an3	processus antérieur de l'arc neural 3
pr.a.Hmd	processus antérieur de l'hyomandibulaire
pr.a.Inter	processus antérieur intercalarium
pr.a.Op	processus antérieur de l'opercule
pr.a.Pto	processus antérieur du ptérotique
pr.a.Q	processus antérieur du carré
pr.asc.La	processus ascendant du lacrymal
pr.asc.Pmx	processus ascendant du prémaxillaire
pr.ba	processus basal du prémaxillaire
pr.cor	processus coronoïdien
Pré-ethm	pré-ethmoïde
prézyg.inf	prézygapophyse inférieure
prézyg.sup	prézygapophyse supérieure
pr.inf.Pal	processus inférieur du palatin
pr.ins.lig.vo	processus pour l'insertion ligamentaire du vomer
pr.int.Mx	processus interne du maxillaire
pr.isch	processus ischiac

Source : MNHN, Paris

pr.lat.Pal	processus latéral du palatin
pr.lat.Mx	processus latéral du maxillaire
pr.lig.Pal	processus ligamentaire du palatin
pr.m.e.abr	processus pour l'insertion du muscle élévateur du 4e arc branchial
pr.méd.Mx	processus médian du maxillaire
pr.méd.Psph	processus médian du parasphénoïde
pr.méd.Pelv	processus médian pelvien
pr.mesth.Pal	processus du palatin pour le mésethmoïde
pr.p.an	processus postérieur de l'arc neural ?
Pro	prootique
Prot.lig.A1	protubérance pour l'insertion du ligament du muscle A1
pr.op	processus opercularis
pr.p.Cor	processus postérieur du coracoïde
pr.pelv.med	processus médial pelvien
pr.p.Inter	processus postérieur de l'intercalarium
pr.p.Mx	processus postérieur du maxillaire
pr.rart.Ang	processus rétroarticulaire de l'angulaire
pr.sup.Mx	processus supérieur du maxillaire
pr.vmd.Mx	processus ventro-médial du maxillaire
Psph	parasphénoïde
Pt	posttemporal
Pto	ptérotique
PU1 + U1	complexe terminal
PU	vertèbre préurale
Q	carré
r.art	rayon articulé
Rart	rétroarticulaire
r.ép	rayon épineux
Rhsph	rhinosphénoïde
r.m.d	rayon marginal dorsal
r.m.v	rayon marginal ventral
S	symplectique
Sca	scapula
Scaph	scaphium
SCl	supracleithrum
Smx 1	supramaxillaire antérieur
Smx 2	supramaxillaire postérieur
Sn	supraneural
So	supraorbitaire
Socc	supraoccipital
Sop	sousopercule
Spo	sphénotique
Spop	suprapréopercule
Sp.b	stylet pelvien (= splint bone)
Sph	sphénotique
Stp	supratemporal
t.art.Pal.mx	tête articulaire du palatin pour le maxillaire
t.art.Hmd	tête articulaire de l'hyomandibulaire
U	vertèbre urale
U2 + Ur	complexe uropseudurostylaire
Urh	urohyal
Un	uroneural
vert.abd	vertèbre abdominale
vert. pabd	vertèbre postabdominale
Vo	vomer

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

Genre *RAMALLICHTHYS* Gayet, 1982b

1982b — *RAMALLICHTHYS* : M. Gayet, p. 405, fig. 1.

Diagnose : Téléostéen présentant les caractères suivants : kinethmoïde médian — processus palatin pour le mésethmoïde — ectoptérygoïde à branche antérieure fortement réduite — pariétaux réduits rejetés latéralement — parasphénoïde avec des processus basiptérygoïdiens — pas de fenêtre quadratométaptérygoïdienne — probablement une cavité endoptérygoïdienne pour le palatin — mandibule,

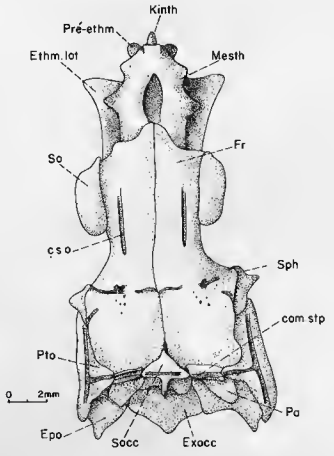


FIG. 1. — *Ramallichthys orientalis* Gayet : neurocrâne en vue dorsale (holotype EY.386).

Source : MNHN, Paris

maxillaire et prémaxillaire sans dents — quatre infraorbitaux seulement — dents très développées sur les 4e (ou 5e) pharyngobranchiaux — un seul postcleithrum — 39 vertèbres dont 14 postabdominales — modifications des éléments vertébraux antérieurs en une chaîne osseuse neurale et supraneurale et une 3e côte pleurale élargie (attachée à la vessie) — squelette caudal caractérisé par un complexe terminal (PU1 + U1 + U2) avec fusion constante du second hypural et de l'unique uroneural, un épural, 5 hypuraux seulement, une fenêtre caudale — aucune écaille apparente — nageoire adipeuse absente.

Espèce-type : Ramallichthys orientalis Gayet du Cénomanien inférieur de Ramallah (Judée).

Ramallichthys orientalis Gayet, 1982b

(Pl. I, fig. 1-4 ; Pl. II, fig. 1-5)

1982b — *Ramallichthys orientalis* : M. Gayet, p. 405, fig. 1.

Diagnose : Genre monospécifique.

Holotype : Individu n° EY-386, conservé au Laboratoire de Zoologie de l'Université Hébraïque de Jérusalem (Israël).

Matériel : cf. p. 8.

Horizon et gisement : Cénomanien inférieur de Ramallah (Judée).

Formules : C.V. = 28 + 14 dont 5 participent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale
D = 1 + 12 soutenus par 11 axonostes
A = 2 + 6 soutenus par 6 axonostes
Pect = 14
Pelv = 1 + 6
Caud = 12 + 1 + 9 — 8 + 1 + 6

Mensurations : mesurées en mm (e = mesure estimée).

	L.T	L.st	L.tête	H.tête	L.a.D	L.a.A	L.a.P
Holotype EY-386	?	143	34	?	74	111	82
EY-425	151	136	36	29e	73	109	78
EY-25	143	128	35	?	71	102	72
EY-133	160	141	38	28e	80	112	82
EY-134	?	?	37	25	76	83	?

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION ANATOMIQUE

I. — FORME GÉNÉRALE DU CORPS ET REVÊTEMENT (Pl. I, fig. 2-3)

Ramallichthys est un poisson de taille moyenne, le plus grand spécimen connu atteignant 150 mm de longueur standard, pour une hauteur maximale du corps d'environ 20 mm. C'est un poisson fusiforme, peu ou pas aplati latéralement. La tête est plus longue que haute.

Les nageoires dorsales et pelviennes sont situées approximativement à mi-longueur du corps et la nageoire anale aux 3/4 environ. La nageoire caudale, bifurquée, est courte.

Aucune écaille n'a pu être observée sur aucun des spécimens étudiés. Si elles existaient, elles devaient être extrêmement fines et très probablement cycloïdes.

La gangue calcaire à grains très fins, ne laisse apparaître aucune empreinte susceptible d'être attribuée à une nageoire adipeuse. Une observation du matériel sous rayons UV va dans le sens de cette première observation.

II. — DESCRIPTION DE LA TÊTE (Pl. I, fig. 2-3)

A. — Le neurocrâne.

Comme le font de nombreux ichthyologistes (Forey, 1973 : 8 ; Fink & Fink, 1981 : 309 ; Patterson, 1984a : 432 ; etc...), le terme de neurocranium est ici employé non seulement pour les os de l'endocrâne vrai (ex. épiotique, supraoccipital) mais également pour les os dermiques superficiels (ex. frontal, pariétal).

Bien conservé chez l'holotype, le neurocrâne de *Ramallichthys orientalis* (fig. 1), environ 2 fois plus long que large, est relativement plat. La limite postérieure des frontaux (*Fr*), et corrélativement celle des pariétaux (*Pa*), difficilement observable, m'a conduite (Gayet, 1982d : 45) à une erreur d'interprétation. Il semble en effet, contrairement à ce que j'ai écrit, que les frontaux soient largement développés vers l'arrière et non limités à hauteur des sphénotiques (*Sph*). Ils sont légèrement séparés dans leur partie postérieure par le supraoccipital (*Socc*) triangulaire. En avant des sphénotiques (il semble qu'il s'agisse des autosphénotiques), les frontaux marquent un net rétrécissement qui, bien qu'en moins marqué, rappelle celui de *Gonorhynchus* ou de *Charitosomus* (fig. 2). Un tel rétrécissement s'observe également chez les représentants des Gastromyzonidae (Ramaswami, 1952d : fig. 2a, 3a et 4a), mais chez eux, les frontaux sont généralement plus courts (fig. 3). Chez *Ramallichthys*, ils se terminent antérieurement par une pointe mucronée médiane, schéma que l'on ne retrouve généralement pas chez les Cypriniformes, à l'exception de *Pseudogobio* (*P. esocinus*) (Ramaswami, 1955a).

Les pariétaux (*Pa*) sont petits, allongés transversalement et obliquement, rejetés vers l'arrière par les frontaux très développés, et totalement séparés par le supraoccipital. Cette disposition des frontaux et des pariétaux rappelle celle observée chez les Gonorhynchiformes, où les pariétaux réduits quasiment à la partie portant le canal sensoriel, sont nettement séparés par le supraoccipital. Chez *Chanos*, la position des pariétaux par rapport aux frontaux, aux épiotiques et aux ptérotiques est différente selon les auteurs : pour Pasleau (1974 : fig. 4) et Taverne (1981 : fig. 11) et en accord avec Chardon (*comm. pers.*), les pariétaux sont accolés au supraoccipital et éloignés des ptérotiques ; les frontaux sont, en vue dorsale, accolés aux épiotiques [l'os appelé épiotique sur la figure de Pasleau (présent mémoire fig. 4b) est correctement nommé puisque le canal semi-circulaire passe à l'intérieur]. Fink & Fink (1981 : fig. 5A) placent les pariétaux entre les frontaux et les « epioccipitaux » (?) (je suppose que ces auteurs veulent parler des épiotiques) accolés aux ptérotiques latéralement et au supraoccipital médialement.

Source : MNHN, Paris

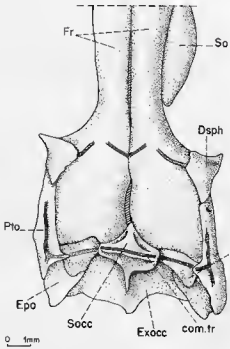


FIG. 2. — Partie postérieure du neurocrâne de *Charitosomus hakelensis* Woodward en vue dorsale (individu MNHN-HDJ-110).

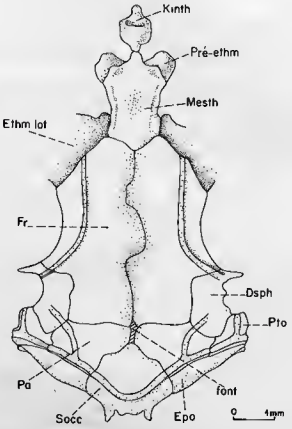


FIG. 3. — *Beaufortia levertti* : Neurocrâne en vue dorsale. D'après Ramaswami, 1952d.

Source : MNHN, Paris

Ils séparent donc totalement, en vue dorsale, les frontaux des épiotiques. Le fait que frontaux et pariétaux d'une part, épiotiques et supraoccipital d'autre part appartiennent respectivement au dermocrâne et au neurocrâne ne change rien à leur position apparente respective, seule considérée ici. Il est possible que cette disposition (sans contact) corresponde à un stade jeune (cf. p. 6) et que l'on puisse parfois observer, lors de la croissance, un développement plus important des frontaux vers l'arrière repoussant les pariétaux vers la ligne médiane. L'effet de fausse union des pariétaux sur la ligne médiane en arrière du supraoccipital, observé par Ridewood (1904 : 482) chez les vieux spécimens de *Chanos* est dû selon cet auteur au fait que deux écailles portant le canal sensoriel de la commissure transverse située au-dessus du supraoccipital fusionnent avec les deux pariétaux. Chez *Ramallichthys* les pariétaux séparent totalement les frontaux des épiotiques sur toute leur longueur. Chez les Kneriidae, les pariétaux ont disparu (fig. 4a) ; d'après Lenglet (1974 : 58) il semblerait qu'ils se soient soudés dès le stade embryonnaire à l'un des os qui les bordent ; cet auteur propose les frontaux, les ptérotiques ou le supraoccipital. Étudions la commissure sensorielle qui rejoint les ptérotiques, elle présente un étranglement à mi-longueur de la partie ptérotique. Par comparaison avec *Ramallichthys*, on constate que cet étranglement se situe exactement à la limite ptérotico-pariétale ; il apparaît donc plus logique de considérer que les pariétaux se sont intégrés aux ptérotiques plutôt qu'aux frontaux (il semble peu vraisemblable que se soit au supraoccipital dont la forme apparaît identique à celle des autres genres).

Phractolaemus (Thys van den Audenaerde, 1961 : fig. 13) présente une disposition plus proche de celle de *Ramallichthys* puisque les pariétaux séparent les frontaux des exoccipitaux et sont accolés aux ptérotiques (fig. 4c).

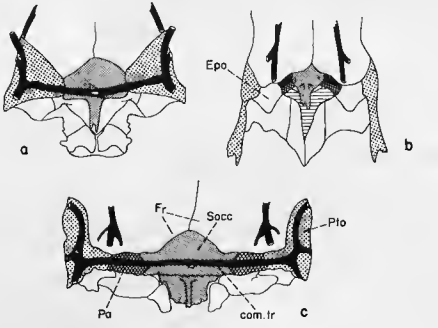


FIG. 4. — Comparaison des parties postérieures des neurocrânes de *Kneria wittei* (a) (d'après Lenglet, 1974 : fig. 58), *Chanos chanos* (b) (d'après Pasleau, 1974 : fig. 20) et *Phractolaemus ansorgei* (c) (d'après Thys van der Audenaerde, 1961 : fig. 13).

Chez *Charitosomus* (fig. 2), la disposition des frontaux, des pariétaux et du supraoccipital est identique à celle de *Ramallichthys*. Il semble cependant que le supratemporal soit totalement accolé au pariétal alors que chez *Ramallichthys* ces deux os sont nettement indépendants. Le supraoccipital (*Socc*), triangulaire, présente une crête médiane postérieure qui ne s'élève pas au-dessus du plan fronto-pariétal. Il est recouvert antéro-latéralement par les frontaux comme chez *Chanos* (Pasleau, 1974 : fig. 4).

Source : MNHN, Paris

Chez les Cypriniformes, les pariétaux nettement plus développés, sont généralement en contact sur toute leur longueur et le supraoccipital est situé en arrière. Cependant, au sein des Cypriniformes, il semble nécessaire de faire une exception pour les Gastromyzontidae et en particulier pour le genre *Beaufortia* (Ramaswami, 1952d : fig. 40) dont les pariétaux sont en partie réduits d'une part par le développement vers l'arrière des frontaux qui atteignent le milieu de la distance comprise entre l'orbite et la partie postérieure du crâne, et d'autre part par le développement vers l'avant du supraoccipital qui sépare les pariétaux sur les 2/3 postérieurs de leur longueur. Chez *Tinca* (fig. 5), le supraoccipital tend à séparer légèrement les deux pariétaux dans leur partie postérieure mais ceux-ci ne sont pas réduits.

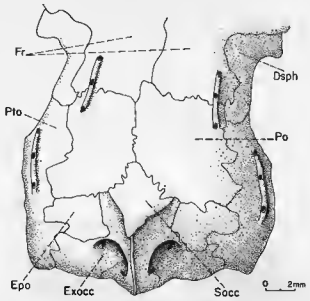


FIG. 5. — Partie postérieure du neurocrâne de *Tinca tinca* (ACT n° 1).

Chez les Characiformes, les pariétaux ne sont, à ma connaissance, jamais séparés par le supraoccipital.

Chez *Chanoides*, Patterson (1984a : fig. 3) figure une reconstitution du crâne en vue dorsale représentant des frontaux très longs suivis postérieurement par des pariétaux bien développés, rectangulaires, au contact l'un de l'autre sur toute leur longueur le long de la ligne médiane. Le supraoccipital, sur ce schéma, est situé totalement en arrière des pariétaux, et ne s'insinue pas entre ces deux os. Cependant, dans la description qu'il donne, l'auteur signale que « l'essentiel du neurocrâne est encore inconnu » et, effectivement, il ne décrit nulle part ni les frontaux, ni le supraoccipital, ce qui laisse effectivement supposer que ces os ne sont pas observables. Il est donc difficile de comparer, pour ce caractère, *Chanoides* à *Ramallichthys*.

En vue latérale, les ptérotiques sont grossièrement rectangulaires avec un processus antérieur (*pr.a.Pto*) bien développé (fig. 6). Ce processus conduit la branche du canal sensoriel en direction des frontaux (*br.c.s.fr*). Le canal sensoriel court sur toute la longueur des ptérotiques. Une branche part postéro-dorsalement en direction des pariétaux (*br.c.s.pa*), tandis que la branche du canal sensoriel pour le préopercule (*br.c.s.pop*), via les supraopercules, est dirigée vers l'avant et sort presque en dessous du départ du processus antérieur du ptérotique. En arrière de la facette pour l'articulation de la partie postérieure de la tête articulaire double de l'hyomandibulaire (*fa.art.Hmd*), un processus dirigé postérieurement devait faire partie de la fixation du muscle élévateur du dernier arc branchial (*pr.m.e.br*). En vue dorsale, les ptérotiques apparaissent longs et étroits avec un élargissement médian très marqué au niveau de la branche pariétale. Cette forme de ptérotique, à proéminence médiane, semble se rencontrer chez certains Gonorhynchiformes comme *Phractolaemus* ; elle est nettement moins marquée chez *Chanos* et apparemment absente chez *Aethalionopsis* ; elle semble absente également chez les

Source : MNHN, Paris

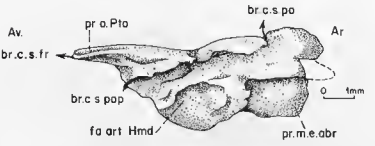


FIG. 6. — Vue latérale du ptérotique gauche de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.133).

Cypriniformes à l'exception des Gastromyzonidae (Ramaswami, 1952d) et chez les Characiformes ; chez *Chanoides*, Patterson (1984a : fig. 3) figure un ptérotique à bord médian droit sans proéminence. Les ptérotiques de *Ramallichthys* ne présentent pas d'épine postérieure contrairement à ce que Patterson a observé et figuré chez *Chanoides*. Chez *Lusitanichthys* (Gayet, 1981a : fig. 3) une double épine a été observée. Une telle épine (simple ou double) ne semble jamais présente chez les Cypriniformes mais semble toujours exister, plus ou moins développée, chez la plupart des Characiformes.

Les limites des épiotiques (*Epo*) et des exoccipitaux (*Exocc*) sont trop imprécises pour pouvoir être définies.

Le canal supraorbitaire (*c.s.o*) circule dans une gouttière visible dans la partie médiane de la zone étroite des frontaux (fig. 1). Il s'enfonce ensuite, peu avant les sphénotiques, et ne s'ouvre sur l'extérieur que par plusieurs petits pores plus ou moins alignés. A ce niveau trois branches sensorielles s'observent dans de courtes gouttières, l'une médiane va rejoindre son homologue, les deux autres latérales partent soit en direction des sphénotiques, soit en direction des ptérotiques. La commissure supratemporale traverse le supraoccipital dans une gouttière. D'après Daget (1964 : 272) il pourrait s'agir d'un élément neurodermique tubulaire soudé au neurocrâne ou d'une portion de canal entourée passivement par l'ossification supraoccipitale. Le tracé des canaux sensoriels céphaliques tel qu'il est observé chez *Ramallichthys* se rapproche considérablement de celui de *Charitosomus*, de *Kneria*, de *Parakneria* et de *Phractolaemus*. Parmi les Gonorhynchiformes ces quatre genres sont les seuls à avoir une commissure supraoccipitale (fig. 4) ; elle n'existe pas chez les Chanoidei. Chez *Gobio gobio*, Vandervalle (1974 : fig. 3) signale que le canal supratemporal est soudé dans sa partie médiane au supraoccipital. Cependant, cette disposition se retrouve également chez *Gyrinocheilus* chez les Gastromyzonidae (fig. 3) et chez les Homalopteridae (Ramaswami, 1952a, 1952c, 1952d).

Les ethmoïdes latéraux (*Ethm.lat*) sont massifs et larges avec une aile latérale très forte (fig. 1 et fig. 7). Ils descendent nettement en dessous du parasphénoïde (fig. 25).

En avant des frontaux, le mésethmoïde (*Mesth*) connaît un fort développement avec une largeur égale à celle de la zone frontale médiane comprise entre les deux canaux sensoriels supraorbitaires. En vue dorsale (EY.386), il est caractérisé par une paire de processus latéraux bien développés (fig. 1, 8). Une dépression médiane est située à sa partie postérieure, juste au niveau des pointes antérieures des frontaux. Deux dépressions latérales, nettement moins marquées, sont présentes en avant des processus latéraux précédemment cités. A l'avant, le mésethmoïde présente un petit processus médian, tronqué, ornementé à sa surface supérieure par deux petites fossettes. Latéralement à ce processus médian, deux petites avancées osseuses sont observables (fig. 8). Le long du bord interne du mésethmoïde (EY.381), on observe un petit processus ovalaire qui vient s'articuler à un processus quasiment identique situé au même niveau sur le bord interne du palatin (fig. 9). Par sa morphologie et par ses proportions, le mésethmoïde de *Ramallichthys* apparaît très différent de celui des Gonorhynchiformes. Il se rapproche du mésethmoïde des Cypriniformes comme *Garra rufa* (obs.pers), *Barbus barbus* (Vandervalle, 1977 : fig. 3) ou *Gobio gobio* (*ibid.*, 1974 : fig. 3).

De chaque côté du mésethmoïde, les nasaux (*Na*) sont de petits tubes courts et étroits.

En vue latérale, le vomer (*Vo*) dépasse largement la partie antérieure du mésethmoïde et s'abaisse légèrement à ce niveau comme chez *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 8), chez de nombreux Cypriniformes ou comme chez les Kneriidae. L'individu EY.386 montre un vomer déplacé, visible en

Source : MNHN, Paris

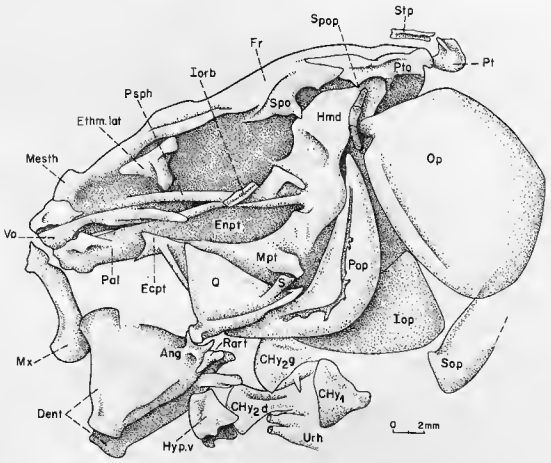


FIG. 7. — Vue latérale de la tête de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.133).

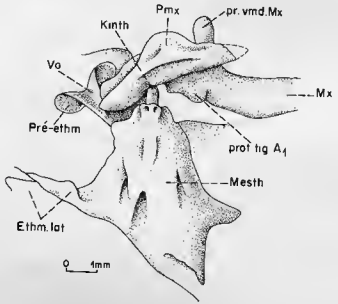


FIG. 8. — Partie antérieure de la tête de *Ramallichthys orientalis* Gayet en vue dorsale (holotype) EY.386.

Source : MNHN, Paris

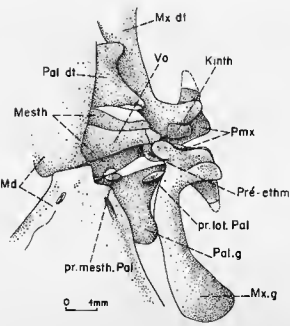


FIG. 9. — Partie antérieure de la tête de *Ramallichthys orientalis* Gayet en vue ventrale (individu EY.381).

vue dorsale. Il présente de chaque côté de sa partie médiane deux os arrondis, de structure apparemment différente, et qui lui sont accolés. Ces os, qui chez l'individu EY.381 (fig. 9) semblent appartenir non pas au vomer mais au mésethmoïde, semblent pouvoir être interprétés comme des pré-ethmoïdes (*Pré-ethm*). Le vomer s'emboîte dans le parasphénoïde, dans une gouttière dont la longueur est égale au quart de la longueur totale de cet os (fig. 10).

Chez les individus EY.386 (fig. 8) et EY.381 (fig. 9), juste en avant du processus médian tronqué du mésethmoïde, se situe ventralement par rapport à cet os, un petit os médian, tubulaire, allongé antéro-postérieurement. Cet os est considéré comme un kinethmoïde (*Kinth*) présent chez tous les Cypriniformes et chez *Chanoides*. Chez ce genre cependant, Patterson (1984a : 452) considère que cet os n'est pas l'homologue d'un kinethmoïde (cf. p. 55) ; il est impossible de faire une telle démonstration ici. Le kinethmoïde de *Ramallichthys*, ainsi que la configuration des pré-ethmoïdes et de la partie antérieure du vomer sont en tous points semblables au schéma de *Varicorhinus* (*V. beso*) figuré par Ramaswami (1955b : fig. 10).

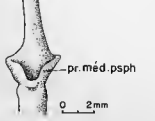


FIG. 10. — Vue ventrale du parasphénoïde de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.425).

Source : MNHN, Paris

Le parasphénoïde (*Psph*) présente en vue latérale, une forme sigmoïde très légèrement concave vers le bas à sa partie antérieure, ce qui le met plus près, ainsi que le vomer (*Vo*) des frontaux et du mésethmoïde (fig. 7). Le neurocrâne se rapproche cependant plus ainsi de la forme observée chez les Cypriniformes que chez les Gonorhynchiformes à l'exception de *Kneria*. Juste en avant des processus ascendants, le parasphénoïde est nanti de deux petits processus symétriques (*pr.méd.Psph*) en bourrelet formant un V largement ouvert vers l'avant (fig. 10). Nettement moins individualisés que ceux figurés par Patterson chez *Chanoides* (1984a : fig. 4), ils sont semblables par leur morphologie externe, à ceux décrits par ce même auteur chez *Humbertia* (1970 : fig. 17). Ils en diffèrent cependant, par l'absence de perforation pour l'artère pseudobranchiale efférente et par le fait que, visiblement, ils ne s'articulent pas avec le métaptérygoïde. Parmi les Ostariophysi, seuls (d'après Fink & Fink, 1981 : 305, repris par Patterson, 1984a : 433) les Catostomidae présentent de tels processus sur lesquels s'articulent les premiers pharyngobranchiaux.

La série infraorbitaire et le préopercule seront étudiés avec le splanchnocrâne.

B. — Le splanchnocrâne.

a) Mâchoire supérieure.

Les prémaxillaires (*Pmx*) sont courts et triangulaires (fig. 8 et 11). Ils présentent un processus ascendant fin mais bien développé, de longueur égale aux 2/3 de celle du bord alvéolaire (*bd.alv*), au bord antérieur quasiment droit. Ils sont ornés d'un bourrelet latéral, parallèle aux bords antérieur et inférieur. Ces prémaxillaires sont très différents de ceux des Chanoidei, plats et fins, qui n'ont pas cette forme triangulaire à processus différenciés. Par contre, Monod (1963, 259 : fig. 11) décrit, chez *Gonorhynchus*, un prémaxillaire plus semblable mais qui diffère cependant de celui de *Ramallichthys* par sa forme plus effilée, par un second processus individualisé et surtout par la présence d'une protubérance articulaire ; les dents du prémaxillaire de *Gonorhynchus* (Barnard, 1947 ; Monod, 1963) sont

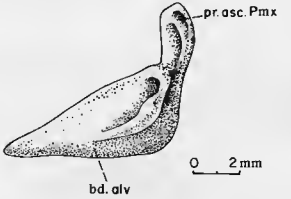


Fig. 11. — Vue latérale du prémaxillaire droit de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.25).

secondairement acquises. Le prémaxillaire de *Ramallichthys* ne porte pas de dents ; de toutes façons, si elles avaient existé, elles auraient eu peu de chance d'être conservées chez les formes fossiles. Enfin, il faut remarquer que les prémaxillaires sont positionnés latéralement par rapport aux maxillaires, position que l'on rencontre chez les Gonorhynchiformes (cf. p. 54). Le prémaxillaire de *Ramallichthys* est très différent de celui de *Chanoides* qui ne possède pas de processus ascendant bien différencié (cf. p. 68). Chez les Cypriniformes, les prémaxillaires présentent toujours un processus alvéolaire très développé, plus long que celui de *Ramallichthys* ; les processus ascendants sont accolés par leur bord antérieur droit comme ceux de *Ramallichthys*.

La tête articulaire du maxillaire (*Mx*) (fig. 12) présente deux processus : le processus inférieur, ventro-médial (*pr.vmd.Mx*) est large, plus ou moins quadrangulaire, nanti d'une dépression médiane de

Source : MNHN, Paris

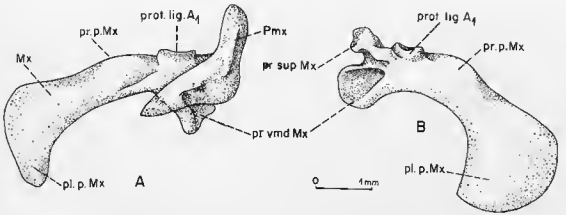


FIG. 12. — Vue latérale de la mâchoire supérieure de *Ramallichthys orientalis* Gayet (A — holotype EY.386 ; B — individu EY.425).

forme triangulaire dans laquelle devait s'insérer des ligaments. Il devait rejoindre son homologue sur la ligne médiane, soit directement, soit par l'intermédiaire des dits ligaments. Ceux-ci étaient peut-être fixés au kinethmoïde, mais il est impossible de l'affirmer. En effet, si chez les Cypriniformes, on observe un ligament qui passe par l'intermédiaire du kinethmoïde, ce cas ne semble pas général puisque chez des genres comme *Luciobrama, Barilius* et *Opsariichthys*, les deux processus médio-ventraux entrent en contact sur une surface plus ou moins large selon le genre considéré, mais toujours directement (Howes, 1978 : 13 et 41). Le processus supérieur, articulaire (*pr.sup.Mx*), plus petit et globuleux, orienté vers l'avant et vers le haut, devait permettre l'articulation du maxillaire avec le mésethmoïde par l'intermédiaire du pré-ethmoïde comme chez les Cypriniformes. Il est en effet exclu que ce maxillaire se soit articulé directement avec le palatin comme chez *Gonorhynchus*, tout d'abord parce que la forme globuleuse du processus ne s'y prête pas, et ensuite parce que, quel que soit l'individu observé, le maxillaire est toujours situé nettement en avant du palatin. En arrière de ces processus, le long du bord supérieur du maxillaire, on observe une très forte protubérance allongée creusée en son centre (*prot.lig.*A_1) qui devait servir à l'insertion des ligaments du faisceau A_1 du muscle adducteur mandibulaire. En arrière de cette zone articulaire, le bord supérieur du maxillaire présente un léger processus postérieur arrondi (*pr.p.Mx*), différant en cela des Gonorhynchiformes qui n'en possèdent jamais. Chez les Cypriniformes, le processus postérieur, toujours présent, est beaucoup plus développé. Postérieurement, le maxillaire se termine par une plaque osseuse (*pl.p.Mx*) à développement vers le bas.

On note une variation relativement importante quant à la forme générale du maxillaire ; certains sont très arqués, avec la courbe du bord inférieur formant de ce fait un véritable demi-cercle (fig. 12B) ; d'autres plus droits, ont un bord inférieur nettement moins incurvé (fig. 12A). La plaque postérieure est également plus ou moins développée.

Par sa forme concave vers le bas, le maxillaire de *Ramallichthys* s'éloigne totalement de ceux des Chaniformes. S'il apparaît plus proche de celui de *Gonorhynchus* (fig. 13), on note chez ce dernier, l'absence de processus postérieur et de processus médian. Les maxillaires de *Kneria* et de *Parakneria*

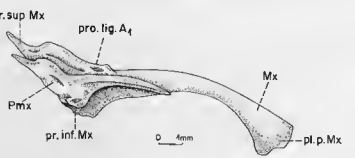


FIG. 13. — Vue latérale de la mâchoire supérieure gauche de *Gonorhynchus gonorhynchus* (ACT n° 52).

Source : MNHN, Paris

présentent également une forme en 1/2 cercle très prononcée, mais il est difficile de les comparer à ceux de *Ramallichthys* étant donné leur modification. Le maxillaire de *Ramallichthys* serait donc plus conforme à la morphologie générale de ceux des représentants des Cypriniformes ; cependant, la comparaison avec les représentants de cet ordre amène à certaines considérations qui seront traitées lors des conclusions phylogénétiques (p. 54). Chez *Chanoides*, Patterson (1984a : 436) décrit un processus ventro-latéral du maxillaire qui peut être considéré, selon lui, soit comme un limitateur aux mouvements du prémaxillaire et de l'extramaxillaire, soit comme un support de barbillon (en raison de la présence sur le maxillaire, comme chez les Cypriniformes, d'un foramen ventral dirigé verticalement). Une troisième interprétation est cependant possible si on compare le maxillaire de *Chanoides* à ceux de *Tinca* et d'*Opsariichthys* (fig. 46). Ce processus peut en effet être comparé au processus latéral de *Tinca (pr.lat.Mx)* peu développé, précurseur d'un processus plus développé qui vient former une pince avec le processus inférieur, en maintenant le prémaxillaire (cf. p. 54). En tout état de cause, la protractibilité de la mâchoire chez *Ramallichthys* semble certaine. Chez tous les individus observés, le maxillaire n'est jamais conservé latéralement au palatin ou à la mandibule, mais se présente toujours en position quasi verticale à l'avant de la tête.

Il n'y a pas de supramaxillaire.

b) Mandibule.

Elle est presque aussi haute que longue (fig. 14) différant ainsi par ses proportions de celles des Cypriniformes toujours plus longues que hautes. Par contre, comme chez les représentants de cet ordre, elle est constituée pour les 3/4 par le dentaire (*Dent*) qui forme à lui seul le processus coronoïde

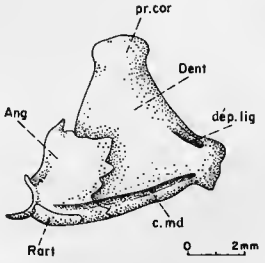


FIG. 14. — Vue latérale de la mandibule droite de *Ramallichthys orientalis* Gayet (holotype EY.386).

(*pr.cor*). Un étranglement antéro-postérieur, peu avant le sommet, détache nettement la partie supérieure du processus. Une même observation peut être faite chez certains Cypriniformes comme *Capoeta* (fig. 15). Chez certains représentants de cet ordre comme *Microgrex* (fig. 16), l'étranglement est nettement plus marqué, donnant à l'ensemble du processus, ici aussi constitué uniquement par le dentaire, une forme en champignon. Comme chez tous les Cypriniformes également, mais aussi chez certains Gonorhynchiformes, on retrouve un abaissement marqué du dentaire au niveau de la symphyse, même si celle-ci apparaît moins longue. Une dépression ligamentaire (*dép.lig*), allongée et profonde est visible le long du bord supérieur du dentaire peu en arrière de la symphyse, et permettait l'insertion des ligaments de la lèvre. Chez *Gonorhynchus* (fig. 17), la mandibule est plus élevée que chez les Cypriniformes (mais moins que chez *Ramallichthys*) ; le processus coronoïde est également uriquement formé par le dentaire mais il ne présente pas cet étranglement qui lui donne une forme en champignon.

Source : MNHN, Paris

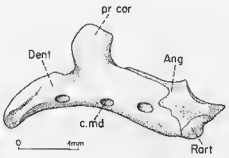


FIG. 15. — Vue latérale de la mandibule gauche de *Capoeta damasane* (ACT n° 136).

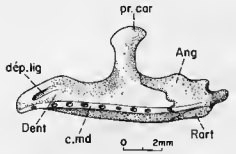


FIG. 16. — Vue latérale de la mandibule gauche de *Microgrex terraesantae* (ACT n° 41).

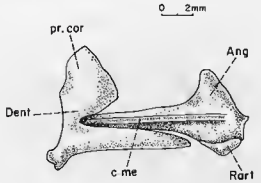


FIG. 17. — Vue latérale de la mandibule gauche de *Gonorhynchus gonorhynchus* (ACT n° 52).

La surface de l'angulaire (*Ang*) correspond au 1/4 de la surface totale de la mandibule, différant en cela de *Gonorhynchus* où l'angulaire est aussi développé que le dentaire, et se rapproche par contre des proportions connues chez les Cypriniformes. La surface d'articulation pour le carré est entièrement réalisée par l'articulaire comme chez les Cypriniformes et chez les Gonorhynchiformes, exception faite du genre *Parakneria* dont l'articulation semble être réalisée par l'angulaire et le dentaire (Lenglet, 1974 : fig. 13). L'auteur cependant n'est pas certain de l'absence du rétroarticulaire. Cette articulation quadrato-mandibulaire chez *Ramallichthys* est située au point le plus postérieur de la mandibule, en position verticale (comme chez *Gonorhynchus*) ce qui place le carré en position très couchée (son bord postérieur est à l'horizontale). Il n'y a pas d'espace entre le dentaire et l'angulaire comme chez les Cypriniformes et contrairement à *Gonorhynchus*. En vue latérale, le rétroarticulaire (*Rart*) apparaît comme un petit os étroit et allongé situé en position couchée, semblable à celui de *Gonorhynchus* ou à celui de *Microgrex*.

Source : MNHN, Paris

D'un point de vue fonctionnel, la mandibule de *Ramallichthys* supposait l'insertion d'un muscle adducteur puissant, permettant à la bouche de s'ouvrir et de se refermer violemment. Ceci est en accord avec la longueur réduite de cette mandibule et la forte surface d'insertion du faisceau du muscle adducteur sur le bord supérieur du maxillaire (*prot.lig.AI*) (fig. 12).

Le canal mandibulaire (*c.md*) court le long du bord inférieur de la mandibule, dans une gouttière ouverte située en position très basse. Il s'enfonce à l'intérieur de la mandibule juste avant la partie mandibulaire abaissée. Chez les Cypriniformes comme *Capoeta* (fig. 15) ou *Microgrex* (fig. 16) le canal mandibulaire court dans une gouttière fermée, ouverte seulement par quelques pores. Le premier pore antérieur se situe au même endroit que chez *Ramallichthys*, c'est-à-dire juste avant l'abaissement de la partie antérieure de la mandibule, partie plus longue chez les formes actuelles. Chez *Gonorhynchus*, le canal mandibulaire circule à un niveau plus élevé dans une gouttière fermée. Aucun pore n'est observable.

La mandibule de *Ramallichthys* diffère de celle de *Chanoides* dont le canal mandibulaire court dans un tube clos ouvert par une série de pores et dont la symphyse ne s'abaisse pas (Patterson, 1984a : fig. 2, 6-7). D'après cet auteur, le processus coronoïde de la mandibule de *Chanoides* serait très développé ressemblant en cela à celui des Cypriniformes.

c) Région ptérygo-carrée.

Le suspensorium n'est pas allongé contrairement à ce que l'on observe chez les Gonorhynchiformes (synapomorphie de cet ordre d'après Fink & Fink, 1981 : 320).

— Le carré (*Q*) (fig. 18) est très incliné vers l'arrière puisque son bord postérieur est situé presqu'à l'horizontale. Il est caractérisé, comme beaucoup de Cypriniformes, par un processus antérieur (*pr.a.Q*) situé au-dessus du condyle articulaire, au départ de l'ectoptérygoïde. Un tel processus ne se retrouve ni chez les Gonorhynchoidei ni chez les Chanoidei. La gouttière pour le symplectique (*S*) est

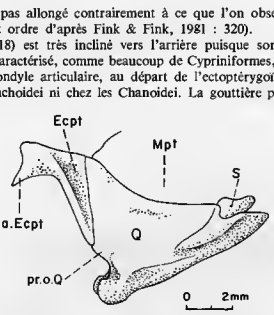


FIG. 18. — Vue latérale du carré et de l'ectoptérygoïde de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.133).

peu marquée et échancre très peu le bord supérieur du carré. La partie osseuse, légèrement marquée en bourrelet, située postérieurement par rapport à cette gouttière, ne dépasse que très légèrement le bord supérieur du carré. Une même caractéristique est observable chez les Cyprinidae comme *Microgrex* (fig. 19) où le bord postérieur du carré est légèrement plus développé qu'ici. Chez *Gonorhynchus*, bords antérieur et postérieur sont presque d'égale longueur et il n'existe pas de processus ectoptérygoïdien le long du bord antérieur (fig. 20). Chez *Chanos*, le bord postérieur est très développé par suite d'un allongement considérable du suspensorium (fig. 21).

— Le symplectique (*S*) est une petite baguette courbe. Il est moyennement développé comme ceux des Cypriniformes ou des Chanoidei. (Le symplectique de *Gonorhynchus* est minuscule).

— L'ectoptérygoïde (*Ecpt*) (fig. 7, 18) se fixe au bord antérieur du carré, légèrement au-dessus du processus pour l'ectoptérygoïde (*pr.a.Q*) alors que chez *Microgrex* par exemple, il est fixé légèrement

Source : MNHN, Paris

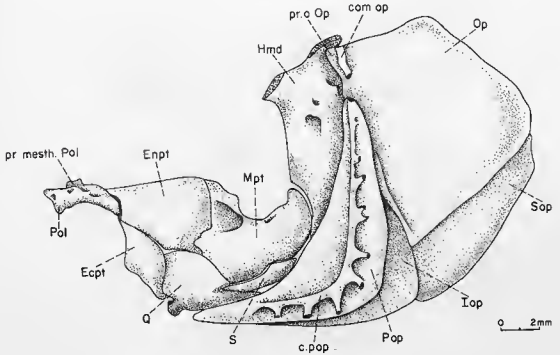


FIG. 19. — Vue latérale de la joue gauche de *Microgrex terraesantae* (ACT n° 41).

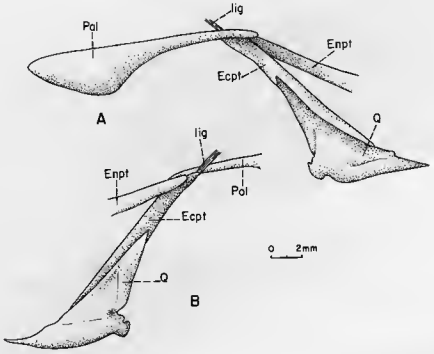


FIG. 20. — Région ptérygo-carrée de *Gonorhynchus gonorhynchus* : A ; Vue médiane ; B : Vue latérale (ACT n° 52).

Source : MNHN, Paris

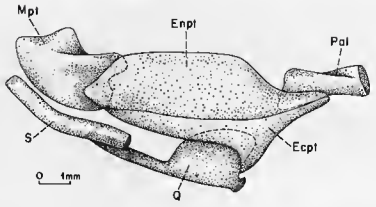


FIG. 21. — Vue latérale de la région ptérygo-carrée de *Chanos chanos* (ACT n° 53).

en dessous. Il ne présente pas de forme en croissant par suite de la réduction de la branche antérieure (*br.a.Ecpt*) qui se glisse normalement sous le palatin. On remarque cependant, un très petit processus, vestige de cette branche antérieure. L'ectoptérygoïde est donc en contact avec le carré et l'entoptérygoïde (*Enpt*) par ses bords postérieur et supérieur et avec le palatin par une branche antérieure vestigiale. Il diffère donc considérablement de celui de *Chanos* dont la branche antérieure, bien développée, longe ventralement le palatin, empêchant toute mobilité de celui-ci. [Une erreur s'est glissée dans la figuration de la joue de *Chanos* (Gayet, 1985b : fig. 4) et a été immédiatement rectifiée (Gayet, 1985c : *erratum*)]. Chez tous les autres Gonorhynchiformes, on observe une réduction de la branche antérieure de l'ectoptérygoïde. Un léger bourrelet est présent le long du bord antérieur de l'ectoptérygoïde. Contrairement à celui de *Gonorhynchus* (fig. 20) (Monod, 1963 : fig. 7), de *Chanos* [fig. 21 (*contra* Fink & Fink, 1981 : fig. 8)] et de *Kneria* (Lenglet, 1974 : fig. 12), l'ectoptérygoïde de *Ramallichthys* n'est pas développé vers l'arrière au-dessus du bord supérieur du carré.

Le palatin (*Pal*) est une plaque fine, épaissie postérieurement, grossièrement triangulaire, avec une expansion antéro-ventrale de forme arrondie, tronquée postérieurement (fig. 22). Par sa forme générale, il est très différent de celui de *Chanos* (fig. 21) plus ou moins tubulaire et des Chanoidei en général. Il se rapproche considérablement de celui de certains Gonorhynchoidei comme *Gonorhynchus* (fig. 23) ou *Charitosomus* (fig. 24). Néanmoins, par sa terminaison carrée, il s'éloigne de ces formes chez qui le palatin se termine toujours en pointe postérieurement. En vue latérale, au niveau supéro-antérieur, on observe un bourrelet étroit et allongé, situé parallèlement au bord supérieur de l'os (*pr.lat.Pal*) qui devait servir très probablement à la fixation (directe ou par l'intermédiaire de ligaments) du lacrymal. Il est également possible que puissent s'insérer sur ce processus des ligaments en relations avec le maxillaire. Chez *Gonorhynchus*, on observe un même processus situé sur la face médiane du

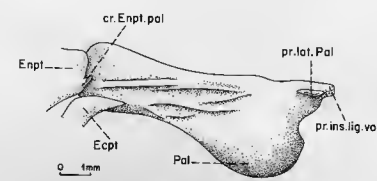


FIG. 22. — Vue médiale du palatin droit de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.25).

Source : MNHN, Paris

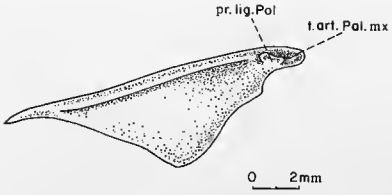


FIG. 23. — Vue médiale du palatin droit de *Gonorhynchus gonorhynchus* (ACT n° 52).

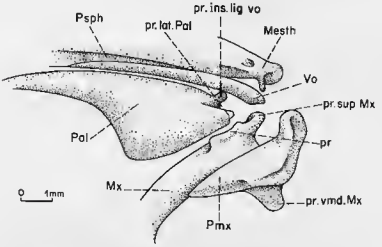


FIG. 24. — Vue latérale de la région antérieure de la tête de *Charitosomus hakelensis* (individu MNHN-HAK-114).

palatin (et non latérale comme chez *Ramallichthys*) servant à l'insertion de ligaments pour le maxillaire. Chez ce genre cependant, le palatin est latéral au maxillaire et non médian comme c'est habituellement le cas chez les Téléostéens (Monod, 1963 : fig. 7 ; obs.pers.) ; cette disposition est unique au sein des Gonorhynchiformes puisque ni *Charitosomus*, ni *Notogoneus*, ni les formes actuelles ne présentent cette particularité. En avant de ce bourrelet latéral, le palatin de *Ramallichthys* se termine par une pointe mucronée sur laquelle devaient s'insérer, comme chez *Chanos* et chez *Gonorhynchus*, des ligaments d'attache au vomer. En vue médiane (fig. 9), sur le bord supérieur du palatin, situé approximativement à un peu plus d'un quart de la longueur de l'os, on observe un processus court et arrondi qui vient en contact avec un processus similaire du mésethmoïde. Un tel processus, généralement plus développé, se retrouve chez les Cypriniformes (synapomorphie de cet ordre d'après Fink & Fink, 1981 : 316).

L'extrémité postérieure du palatin se termine au carré contre l'entoptérygoïde. Cette disposition peut, bien que l'on ne puisse pas observer sur les fossiles à notre disposition, ni la facette de l'entoptérygoïde, ni le condyle articulaire du palatin, se comparer à celle des Cypriniformes (fig. 19). En fait, cette articulation est déduite de la morphologie des deux os concernés. En effet, lorsqu'il n'y a pas articulation (situation quasi générale), l'entoptérygoïde et le palatin, soit se recouvrent médio-latéralement (cas de *Chanos*, fig. 21), soit ont simplement un contact en biais. A propos de cette articulation, Fink, Greenwood & Fink (1984 : 1037) m'ont reproché une méconnaissance de la situation chez les Cyprini-

Source : MNHN, Paris

formes en expliquant que celle-ci « se fait par une facette concave sur la face antéro-médiale du mésoptérygoïde ». Quelle est la différence avec « ... articulation entre l'extrémité postérieure du palatin et une facette concave de l'entoptérygoïde (Gayet, 1982d : 42)? Comme le disent clairement ces auteurs, « la facette elle-même n'est pas visible sur la fig. 9 d'*Opsariichthys* » (p. 1037)... pas plus qu'elle ne l'est sur la figure de *Ramallichthys* où il a été simplement signalé qu'une articulation entre ces deux os était présente (Gayet, 1982d : fig. 10). Par contre, le schéma de la figure 10 (1982d) doit être légèrement modifié puisque j'ai pu mettre en évidence, par dissection d'un nouveau spécimen, la présence d'un crochet entoptérygoïdien (probablement cassé sur l'individu figuré en 1982d). De même, ce que j'avais appelé « processus palatin » (1982d : 47) et assimilé à un processus d'articulation avec le mésethmoïde, correspondrait en fait à la partie antérieure du palatin, point d'attache des ligaments en direction du vomer (voir plus haut) légèrement relevé chez l'individu figuré et schématisant exactement la configuration du palatin de *Charitosomus* (Fig. 24). En tout état de cause, cette articulation ne pouvait pas être vraiment fonctionnelle puisque le palatin n'était pas totalement libéré par l'ectoptérygoïde. Notons que chez de nombreux Gonorhynchiformes comme *Aethalionopsis*, *Kneria* et *Parakneria*, l'ectoptérygoïde, dont la branche antérieure a totalement disparu, s'articule avec le palatin.

L'entoptérygoïde (*Enpt*) (fig. 25) est en contact avec le palatin (articulation ?), l'ectoptérygoïde, le bord supérieur du carré et postérieurement avec le métaptérygoïde. Par son développement et ses contacts avec les autres os de la joue, l'entoptérygoïde se rapproche plus de celui des Cypriniformes que de celui des Gonorhynchiformes. Au niveau du contact avec le palatin, l'entoptérygoïde présente un petit crochet (*cr.Enpt.pal*) semblable à celui observé par Patterson chez *Chanoides*, mais situé à la base de son bord antérieur (contre le sommet du bord antérieur chez *Chanoides*), et dirigé vers le haut. Ce crochet devait très probablement servir à l'insertion des ligaments qui vont se fixer à l'ethmoïde latéral, ligaments qui sont ossifiés chez les Gymnotoidei (Chardon, 1984) et que l'on retrouve également chez *Pharmacichthys* (Gayet, 1980a).

Située au niveau de la partie postérieure de l'entoptérygoïde, on observe une série de dents à corps plus ou moins ventru, qui font indubitablement penser aux dents entoptérygoïdiennes de

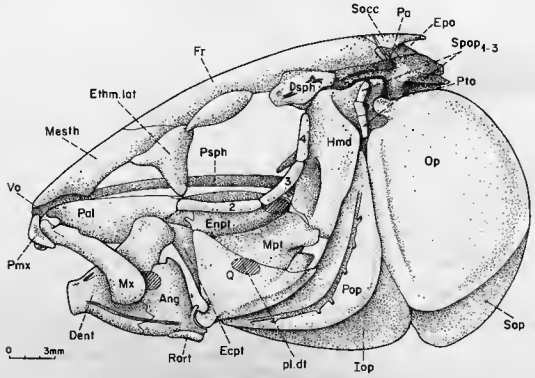


FIG. 25. — Reconstitution générale de la tête de *Ramallichthys orientalis*.

Source : MNHN, Paris

Gonorhynchus. Chez ce genre en effet, existe sur la partie postérieure de l'entoptérygoïde une plaque portant une vingtaine de dents à base étroite et corps ventru. Chez certains spécimens de *Gonorhynchus* (MNHN-52) ces plaques sont parfaitement intégrées à l'os (entoptérygoïde) et on ne peut pas les délimiter ; chez d'autres spécimens au contraire (Pasleau, 1974 ; obs.pers.) les dents appartiennent à des plaques plus ou moins arrondies qui semblent être collées à l'entoptérygoïde et qui peuvent même dépasser les limites de cet os. Chez *Ramallichthys*, quel que soit le spécimen considéré, on n'observe qu'une seule plaque à ce niveau (*pl.dt*). Par contre, une autre plaque dentée se situe généralement au niveau du carré et une autre, comme chez *Gonorhynchus*, au niveau de l'angulaire (en vue latérale du spécimen) (fig. 25). Cette dernière, par comparaison avec *Gonorhynchus*, peut être supposée appartenir au second basibranchial. Par contre, il n'est pas possible de considérer que la plaque située au niveau du carré puisse appartenir à l'entoptérygoïde pour les deux raisons suivantes : lors d'un écrasement latéral et alors que le crâne du spécimen observé n'est pas déformé, il n'y a aucune raison de supposer un quelconque déplacement de l'entoptérygoïde, d'autant plus que chez *Ramallichthys*, le métaptérygoïde occupe la place entre l'entoptérygoïde et le carré (contrairement à *Gonorhynchus* par exemple, où le métaptérygoïde réduit à une fine baguette rejetée contre l'hyomandibulaire, laisse cet espace vide). Par ailleurs, lors de l'écrasement dorso-ventral d'un spécimen (EY.331), deux plaques sont conservées l'une sur l'autre (avec un trés léger décalage) ; il s'ensuit de ces deux observations que ces plaques dentées avaient visiblement une certaine mobilité que n'ont pas les plaques dentées entoptérygoïdiennes de *Gonorhynchus*. Il est donc probable que chez *Ramallichthys*, ces plaques dentées devaient appartenir à des éléments pharyngiens. Au niveau du bord postérieur de l'entoptérygoïde viennent se placer les pharyngiens I à 5. On a vu également qu'il existe à ce niveau sur le parasphénoïde des processus sur lesquels s'insérait probablement le premier pharyngien. S'agit-il d'une plaque dentée lui appartenant et à lui seul ? (Pasleau en 1974 a signalé l'origine double de la plaque entoptérygoïdienne de *Gonorhynchus*). Si on considère que les deux plaques de *Ramallichthys* appartiennent à des pharyngobranchiaux, le problème qui se pose est le suivant : la plaque dentée du second basibranchial ne se trouve pas sous les plaques dentées pharyngiennes, ce qui semble nécessaire pour en faire un appareil masticateur efficace. La position avancée de la plaque basibranchiale n'est pas due apparemment à l'ouverture de la bouche puisqu'elle occupe la même position chez *Judeichthys* (Gayet, 1985b) conservé bouche fermée. Une autre hypothèse peut alors être formulée on n'observe jamais deux plaques ensemble au même endroit, sauf justement lors d'un écrasement dorso-ventral, mais toujours l'une au-dessous de l'autre. On pourrait donc considérer que cette plaque postéro-inférieure correspond à un autre basibranchial plus postérieur (le 4e semblerait plausible). La plaque dentée antérieure (basibranchiale) servirait non plus dans un système de broyage, mais simplement au maintien des proies, compensant ainsi l'absence de dents aux mâchoires.

— Le métaptérygoïde (*Mpt*) (fig. 25), limité par le carré, l'entoptérygoïde et l'hyomandibulaire, ne semble pas présenter de caractère particulier. Aucune fenêtre métaptérygoïdienne n'est présente entre le carré et cet os. Le problème de cette fenêtre, que Fink & Fink (1981 : 320) estiment primitive au niveau des Otophysi, sera envisagé lors de l'analyse des caractères (p. 53). Les limites postérieures du métaptérygoïde n'ont pas été figurées en 1982d (fig. 10) car non observées à cette date, seule était donc visible la limite antérieure de l'hyomandibulaire. La figure 25 de ce présent mémoire montre par contre le contact métaptérygoïde-hyomandibulaire observé sur un nouvel individu (EY-331). Le métaptérygoïde semble être très étroit à sa partie postérieure, en forme de goulot de bouteille, et se rapproche de ceux observés chez les Homalopteridae (Ramaswami, 1952c : fig. 5). La limite métaptérygoïde-entoptérygoïde est mal connue.

d) Arc hyoïde, arcs branchiaux et rayons branchiostèges.

L'hyomandibulaire (*Hmd*) est large, massif et court (fig. 26). La tête articulaire est double mais les deux facettes sont à peine séparées. La facette antérieure, plus petite, s'articule avec le sphénotique tandis que la facette postérieure, presque deux fois plus longue, s'encastre dans le sphénotique et le ptérotique. La majorité des Cyprinidae semble posséder un hyomandibulaire à tête double (fig. 19). Chez certains cependant, comme *Opsariichthys* (Fink & Fink, 1981 : fig. 9) ou *Tinca* (obs. pers.), il y a con-

Source : MNHN, Paris

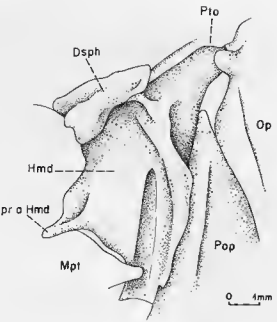


Fig. 26. — Vue latérale de l'hyomandibulaire gauche de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.381).

tinuité entre les deux facettes avec seulement une légère dépression entre les deux. Chez les Gonorhynchiformes, la tête est unique et il n'y a aucune dépression médiane. Chez *Ramallichthys*, le processus opercularis est en position très élevée. Un bourrelet, bien développé, part de la zone médiane de la tête articulaire, se coude brusquement à mi-hauteur de l'hyomandibulaire et descend le long de la branche descendante de cet os, recouvrant le bord antérieur du préopercule. En 1982d (fig. 10) j'avais figuré le long du bord antérieur de l'hyomandibulaire, un processus antérieur très court dont j'avais signalé la présence chez les Gonorhynchiformes. C'est bien évidemment au processus antéro-ventral présent chez les Gonorhynchiformes comme *Chanos, Kneria* ou *Tharrias* (à l'exception de *Gonorhynchus* et apparemment de *Charitosomus*) que je faisais allusion. En fait, le processus que j'avais observé était probablement incomplet. L'individu EY.331 (fig. 26) présente un processus complet bien développé, effilé, dirigé antéro-ventralement. Un tel processus est également présent chez *Chanoides*. D'après Sawada (1982 : fig. 44) on le retrouve chez certains Cypriniformes ; Fink, Greenwood & Fink (1984 : 1036) signalent sa présence de façon variable chez certains Clupéomorphes, Salmonidae, Characiformes et Siluroidei.

Le cératohyal proximal (*CHy1*), triangulaire, présente un petit processus dorsal. Le cératohyal distal (*CHy2*) (fig. 7, 27) est en forme de sablier à peu près régulier. L'artère hyoïdienne court dans une gouttière (*g.a.h*) située le long du bord supérieur de l'os. Il n'y a pas de fenêtre hyoïdienne. Deux hypohyaux sont présents : l'hypohyal dorsal (*Hyp.d*) petit, rectangulaire et l'hypohyal ventral (*Hyp.v*) dont la surface est double du dorsal. Un urohyal (*Urh*), lame mince bien ossifiée, est présent. Ses limites sont en partie inconnues. On peut observer seulement la lame verticale médiane en carène et le bord antérieur formant deux tuyaux sur la partie antérieure desquels (*ins.lig.hyp*) s'attachent les ligaments qui rejoignent les hypohyaux. Cet urohyal ressemble fortement à celui figuré par Monod (1963, fig. 28) chez *Gonorhynchus*. D'après Patterson (1984a : 439), *Chanoides* aurait un urohyal à tête bifide mais ce dernier n'est pas figuré par l'auteur.

— Cinq rayons branchiostèges, larges, s'articulent sur les cératohyaux distal et proximal. Ils n'ont pas de « projection clupéoïde » (McAllister, 1968 : 47) comme certains Chaniformes, chez *Chanoides* et chez la plupart des Cypriniformes.

— Les éléments pharyngiens ne sont observables que par les plaques dentées qu'ils supportent (voir chapitre sur l'entoptérygoïde).

Source : MNHN, Paris

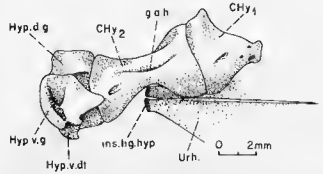


FIG. 27. — Vue latérale de l'arc hyoïde gauche de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.133).

e) Appareil operculaire (fig. 7, 25 28).

Les deux branches du prèopercule (*Pop*) sont sensiblement d'égale longueur avec cependant une très légère supériorité de la branche inférieure. L'angle des deux branches est d'environ 110°. Le canal prèoperculaire (*c.pop*) court dans un tube fermé se divisant en une série de petits canalicules ouverts chacun par un pore (fig. 28).

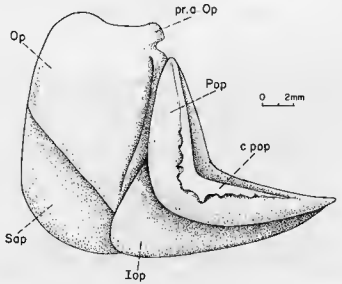


FIG. 28. — Vue latérale de l'appareil operculaire droit de *Ramallichthys orientalis* Gayet (holotype EY.386).

La comparaison avec les préopercules tant des Gonorhynchiformes que des Cypriniformes apparaît difficile en raison de la variation de forme de cet os chez les divers représentants de ces deux ordres. *Aethalionopsis* et *Parachanos* ont un prèopercule aux branches subégales. Chez *Tharrias* (Patterson, 1975b : fig. 6) il y a allongement très net de la branche inférieure. Chez *Chanos* (*C. salmoneus*), Ridewood (1904 : fig. 141), et chez *Chanos chanos*, Fink & Fink (1981 : fig. 8) et Taverne (1981 : fig. 11) figurent un prèopercule à l'angle postérieur tronqué et dont la branche inférieure est nettement plus longue que la supérieure. Le spécimen de *Chanos* existant dans nos collections présente un préopercule quasiment identique à celui d'*Aethalionopsis*, c'est-à-dire aux branches subégales et fai-

Source : MNHN, Paris

sant entre elles un angle de 80° environ (fig. 29). *Kneria* et *Parakneria* ont un préopercule dont les branches font respectivement entre elles un angle de 90° et de 120°.

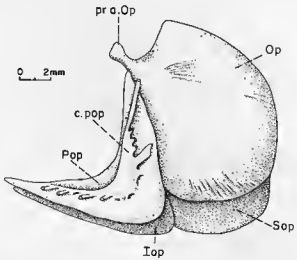


FIG. 29. — Vue latérale de l'appareil operculaire gauche de *Chanos chanos* (ACT n° 53).

Chez les Cypriniformes, la branche inférieure est généralement plus courte (plus ou moins) que la supérieure.

En 1982d (p. 48) j'avais signalé chez *Ramallichthys*, l'absence de supraopercule ; or, l'observation de deux spécimens préparés à l'acide (EY.133g et EY.426) viennent contredire cette affirmation (fig. 7). En effet, on remarque sur la face latérale de l'hyomandibulaire de ces deux individus, la présence de 3 supraprépercules limités à la largeur de leur canal sensoriel. Seul, le supraprépercule supérieur de l'individu EY.133g présente une très petite plaque osseuse triangulaire le long de son bord postérieur.

Chez *Gonorhynchus*, Monod (1963 : fig. 3) figure un canal supraprépercularire qui semble nettement différent d'un supraprépercule. Roberts (1969 : 421) indique chez certains Characiformes (*Hepsetus, Acestrocephalus*) une telle portion dorsale osseuse du canal supraprépercularire, étendue au-dessus du préopercule et attachée à cet os. Chez les Kneriidae, Lenglet (1974 : 72) signale la présence d'un seul supraprépercule chez *Parakneria* et de deux chez *Kneria* qui relient le canal sensoriel préoperculaire au système céphalique. Chez *Phractolaemus*, Thys van den Audenaerde (1961 : fig. 20) indique la présence d'un grand supraprépercule qui ressemble à ceux des Chanoidei. Chez les représentants de ce sous ordre, le supraprépercule, toujours unique, est une large plaque triangulaire qui recouvre [*Parachanos* ou *Chanos* (Taverne, 1981, fig. 10 et 11)] ou non [*Tharrias* (Patterson, 1975a : fig. 6)] l'angle antéro-supérieur de l'opercule.

Chez les Cypriniformes, il n'y a pas de supraprépercule. Chez certains d'entre eux cependant, on remarque la présence d'un canal supraprépercularire (*com.op*) sur l'angle antéro-supérieur de l'opercule (fig. 19).

Chez les Characiformes, un ou plusieurs (3) supraprépercules sont généralement présents chez les formes primitives. Les 3 supraprépercules, représentés par Fink & Fink (1981 : fig. 10) chez *Xenocharax*, sont très proches, pour ne pas dire identiques, à ceux de *Ramallichthys*. En effet, puisque chez *Ramallichthys*, les trois supraprépercules sont accolés à l'hyomandibulaire, cela signifie que, comme chez *Xenocharax*, ils contournaient le processus antérieur de l'opercule (voir plus loin). Cette disposition peut également être comparée à celle observée chez *Kneria*, même si chez ce genre, l'opercule, réduit, ne présente pas de processus antérieur.

L'opercule (*Op*) est grossièrement triangulaire, avec des angles arrondis mais bien marqués

Source : MNHN, Paris

comme chez les Cypriniformes. La largeur maximale se situe à mi-hauteur de l'os, ce qui met le bord postéro-inférieur, droit, en position oblique. Chez *Gonorhynchus* et chez *Charltosomus*, l'opercule est presque identique, à l'exception de ce bord postéro-inférieur qui est concave. Chez les Chanoidei par contre, le bord postéro-inférieur est en courbe continue, ce qui amène l'angle postérieur très bas ; le bord équivalent du bord postéro-inférieur de l'opercule de *Ramallichthys* se trouve par conséquent en position inférieure, horizontale (*Tharrias*) voire même avec une obliquité de sens opposé (*Chanos*). Chez les Kneriidae, l'opercule a une même forme quadrangulaire.

Chez *Ramallichthys*, chez les Cypriniformes et chez *Gonorhynchus*, l'angle inférieur de l'opercule est éloigné du préopercule, laissant un espace que comble plus ou moins complètement l'interopercule (*Iop*). Chez *Aethalionopsis, Tharrias, Parachanos* ou *Chanos*, l'opercule n'est pas éloigné du préopercule.

L'angle antéro-supérieur de l'opercule de *Ramallichthys* forme un processus arrondi (*pr.a.op*) qui s'avance sur l'hyomandibulaire, en avant de l'extrémité supérieure du préopercule. Un tel processus, de forme moins arrondie, est observable chez les Cypriniformes et les Characiformes, et en plus individualisé chez *Chanos* (fig. 29). Il permet l'insertion du muscle dilatateur de l'opercule en un faisceau d'autant plus important que le processus est prononcé ; cela permet un soulèvement plus puissant de l'opercule et donc de l'appareil operculaire provoquant un système plus efficace de pompe aspirante au niveau de la bouche. Cette observation est en accord avec la présence d'une mâchoire édentée et l'hypothèse que la plaque dentée du second basibranchial n'appartient pas à un système broyeur mais correspondrait à une simple fixation des proies. Chez *Gonorhynchus*, ce processus est différent puisque la facette d'articulation avec le processus hyomandibulaire est situé à son extrémité (et non plus bas et en arrière comme chez *Ramallichthys*), et fait donc partie intégrante de ce processus, par ailleurs moins individualisé.

Le sousopercule (*Sop*) longe l'opercule sur toute la longueur du bord postéro-inférieur de cet os (fig. 28). Comme chez les Cypriniformes et chez *Gonorhynchus*, et en moins marqué chez les Characiformes, il est bien développé (beaucoup plus que chez les Chanoidei) et n'entre pas en contact avec le préopercule (contrairement à tous les Chanoidei actuels et fossiles).

L'interopercule (*Iop*) est bien développé (fig. 28). Il est relativement haut puisqu'il atteint la mi-hauteur de la branche verticale du préopercule et remplit l'espace existant entre le préopercule et la partie inférieure de l'opercule, comme chez les Cypriniformes. La disposition chez *Gonorhynchus* apparaît quelque peu différente (Monod, 1963 : fig. 3).

f) Série infraorbitaire (fig. 25).

Elle se compose de 4 infraorbitaux seulement et d'un supraorbital. L'antorbital est absent comme chez les Cypriniformes et contrairement aux Gonorhynchiformes et aux Chaniformes.

Le lacrymal (*Iorb1*) est un os en forme de haricot, au bord supérieur légèrement concave. On observe, le long de ce bord supérieur, en vue interne, un processus allongé, creusé en son centre, assurant la fixation de cet os sur le palatin. Les infraorbitaux suivants (*Iorb 2, 3* et *4*) sont très étroits et allongés, avec le bord supérieur recourbé sur lui-même au-dessus de la gouttière pour le canal sensoriel.

Le supraorbitaire (*So*) est relativement grand en forme d'ovale allongé légèrement effilé vers l'avant. Il n'est pas en contact ni avec le dermosphénotique, ni avec la série infraorbitaire.

Chez la plupart des Characiformes, il y a continuité entre les éléments de la série orbitaire qui par ailleurs est complète (dermosphénotique, supraorbital, antorbital et 5 infraorbitaux). Chez les Cypriniformes, la position du supraorbital par rapport au dermosphénotique est variable. Gosline (1975) étudiant le dermosphénotique chez les représentants de la sous famille des Rasborinae, conclut que le caractère « contact dermosphénotique - supraorbital représente peut-être un stade ancestral des Cypriniformes et des Characiformes » (l'auteur ne prend pas en compte les Siluriformes).

En tout état de cause, le schéma présenté par *Ramallichthys* est plus proche de celui des Cypriniformes comme *Opsarlichthys* (hauteur des infraorbitaux exceptée) que de celui de *Gonorhynchus* (figuré par Monod, 1963 : fig. 8, 9) ou de ceux des Chaniformes (Taverne, 1981 : fig. 2, 11).

En 1982d (p. 49), j'avais noté l'impossibilité d'observer la série infraorbitaire de *Ramallichthys*

Source : MNHN, Paris

alors que celle-ci est figurée sur la reconstitution de ce genre (Gayet, 1982b : fig. 1). En fait, l'article 1982b a été écrit après celui de 1982d et l'observation de la série infraorbitaire faite entre temps sur du nouveau matériel ; la correction n'a pas pu être réalisée dans l'article 1982d.

III. — DESCRIPTION DU SQUELETTE POSTCRÂNIEN

Pl. I, fig. 1-4 ; Pl. II, fig. 1-5).

A. — La colonne vertébrale (Fig. 30-31, 33-35).

Elle comprend 42 vertèbres : 28 abdominales et 14 postabdominales dont 5 caudales. Tous les centra, à l'exception des premiers, sont plus longs que hauts.

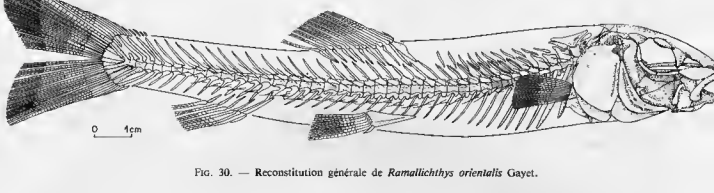


Fig. 30. — Reconstitution générale de *Ramallichthys orientalis* Gayet.

a) Description des quatre vertèbres antérieures (fig. 31).

La modification des éléments neuraux des 4 premières vertèbres incite à une comparaison avec les éléments correspondants des Otophysi (principalement des Cypriniformes) et des Gonorhynchiformes.

Chez *Ramallichthys orientalis*, on observe un élargissement du premier arc neural correspondant à l'arc neural seul. L'épine neurale n'est pas présente. La partie antérieure de cet arc neural élargi n'est pas observable car cachée par le neurocrâne (les exoccipitaux) ce qui laisse supposer une ouverture à ce niveau. Le bord postérieur n'est pas simplement arrondi mais présente à mi-hauteur un petit processus qui vient se placer latéralement au second arc neural. Ce premier arc neural est autogène et s'articule sur un premier centrum légèrement plus court que les suivants.

Chez les Gonorhynchiformes, on observe soit un élargissement de l'arc neural seul et l'épine, longue et bien individualisée, est identique aux suivantes (*Chanos*), soit un élargissement total de l'arc et de l'épine sans individualisation de celle-ci (*Gonorhynchus*) ; dans ce second cas, le premier arc neural ne pénètre pas dans une ouverture de l'exoccipital.

Chez les Cypriniformes, on observe comme chez *Ramallichthys*, un élargissement de l'arc neural transformé en scaphium (*Scaph*) et une épine courte dirigée postérieurement. Au-dessus de ce scaphium en avant de l'épine, se trouve un petit élément appelé claustrum, provenant (d'après Rosen & Greenwood, 1970) de la transformation du premier supradorsal. Chez *Ramallichthys*, au-dessus de l'arc élargi, juste en avant du processus épineux, un élément osseux incomplet, aux limites mal définies, pourrait correspondre à ce premier supradorsal. Fink & Fink (1981 : 325) estiment que ce terme de supradorsal est inapproprié et considèrent qu'il s'agit en fait de la portion dorsale du premier arc neu-

Source : MNHN, Paris

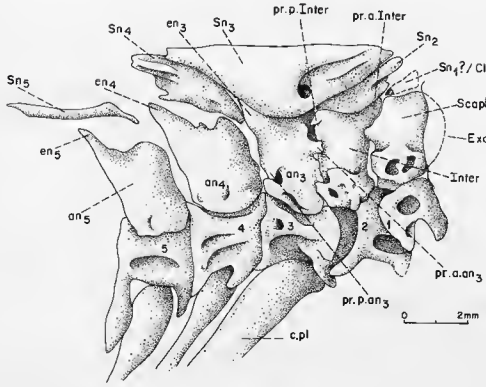


FIG. 31. — Vue latérale gauche des éléments vertébraux modifiés des premières vertèbres abdominales de *Ramallichthys orientalis* Gayet (holotype EY.386).

ral. En 1984, Fink, Greenwood & Fink (p. 1040) considèrent qu'ils agréent à l'opinion de Rosen & Greenwood (1970) selon laquelle « le claustrum serait la partie supérieure dissociée de l'arc neural antérieur ». Or, Rosen & Greenwood parlent (p. 4 et 7) de l'arc neural comme étant un scaphium et du supradorsal comme étant un claustrum. Par contre, Mookerjee, Ganguli & Mookerjee (1952) attribuaient déjà la masse cartilagineuse formant le toit de la région antérieure de la chorde, aux portions dorsales des arcs neuraux des trois premières vertèbres.

En 1982d, j'avais émis l'idée que le claustrum pouvait correspondre chez les Ostariophysi à un supraneural modifié, ce qui est une erreur, les supraneuraux étant d'origine impaire. Cependant, il faut noter que l'origine de ce claustrum semble mal résolue. A ma connaissance, aucun des auteurs ayant étudié le développement de l'appareil de Weber, n'a parlé d'origine paire pour ce claustrum mais, « d'une structure intercalaire ... d'origine mésenchymateuse » (Watson, 1939 : 465) « d'une ossification du mésenchyme » (Butler, 1970 : 540), « de rudiments mésenchymateux qui sont des structures intercalaires » (Kulshrestha, 1977 : 441). D'après ce dernier auteur, ces rudiments claustraux s'ossifient ensuite et s'associent à des structures cartilagineuses comparables aux cartilages supradorsaux de la première vertèbre.

En conclusion, quelle que soit l'origine du claustrum des Otophysi, il est difficile de savoir si le fragment osseux, apparemment impair, appelé supraneural 1 ? ou claustrum ? chez *Ramallichthys* (*Sn1 / Claus ?*) est un supradorsal ou un supraneural. Un spécimen de *Charitosomus hakelensis* (AMNH-5859) présente une modification des éléments neuraux des premiers centra (fig. 32) qui mime incontestablement celle de *Ramallichthys*, mais, contrairement à ce genre, le supraneural élargi en triangle n'est pas le troisième mais le second. Le long du bord antérieur de ce second supraneural (*Sn2*) on observe un os qui semble correspondre à un premier supraneural (*Sn1*). Par homologie, l'élément osseux situé au-dessus du premier arc neural de *Ramallichthys* pourrait être considéré comme un premier supraneural. Cela entraîne la conclusion suivante, à savoir que, *contra* Fink & Fink (1981 : 324,

Source : MNHN, Paris

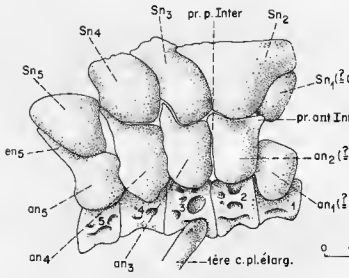


FIG. 32. — Vue latérale gauche des éléments vertébraux modifiés des premières vertèbres abdominales de *Charitosomus hakelensis* Woodward (individu AMNH 5859).

caractère 58), l'absence du premier supraneural n'est pas une synapomorphie des Ostariophysi *sensu lato* (si *Ramallichthys* et *Charitosomus* sont considérés comme tels).

Le deuxième arc neural de *Ramallichthys* apparaît développé comme le premier mais nettement plus étroit. Il est nanti cette fois de deux processus supérieurs ; le processus antérieur (*pr.a.Inter*) à aspect épineux, est dirigé vers le haut ; il s'accole exactement contre le premier arc neural par son bord inférieur et au second supraneural par son bord supérieur. Le processus postérieur (*pr.p.Inter*) beaucoup plus petit est orienté vers le bas et s'appuie latéralement au 3e arc neural. Également autogène, ce second arc neural s'articule à son centrum qui est légèrement plus court que le troisième. Chez les Cypriniformes, le deuxième arc neural appelé intercalarium (*Inter*) est réduit et présente deux processus supérieurs subhorizontaux. Chez les Gonorhynchiformes, le second arc neural est à peu près identique au premier.

Au-dessus de ce deuxième arc neural on observe comme chez les Cypriniformes le second supraneural (*Sn2*), ici en position subhorizontale et peu élargi. Il apparaît nettement plus court et trapu que les supraneuraux plus postérieurs non modifiés (*Sn5, 6...*). Il est parfaitement accolé par son bord antérieur situé presqu'à l'horizontale, au bord supérieur du second arc neural, et par son bord postérieur au 3e supraneural.

Le troisième arc neural est légèrement plus large que le second et son épine neurale, dirigée postérieurement, est bien différenciée. Elle s'applique exactement, ainsi que tout le bord supérieur de cet arc contre le 3e supraneural. Ce 3e arc neural est caractérisé par une forme tourmentée que n'avaient pas les deux arcs précédents (et que je n'avais pas pu observer en 1982d). Il est nanti antérieurement d'un processus situé approximativement à même hauteur que le processus postérieur du premier arc neural et qui vient se placer latéralement au second arc neural. Postérieurement, il présente un processus latéral dirigé vers le bas et surplombant une petite cavité. Ce processus postérieur du 3e arc neural se retrouve chez les Cypriniformes comme *Opsarichthys* (Fink & Fink, 1981 : fig. 14) ou *Gobio* (Ramaswami, 1955a : fig. 11), avec chez ce second genre, la même petite cavité observée chez *Ramallichthys*. On le retrouve également chez certains Characiformes comme par exemple *Bryconamericus* (Fink & Fink, 1981 : fig. 16). Ce 3e arc neural est autogène et s'articule sur un centrum de longueur normale.

Au-dessus de cet arc, et parfaitement en contact avec lui, le troisième supraneural (*Sn3*) connaît un développement important, comparable à ce que l'on observe chez les Cypriniformes. Sa forme triangulaire rappelle cependant le supraneural unique d'un *Brycon* juvénile (Rosen & Greenwood, 1970 :

Source : MNHN, Paris

fig. 1). La seule différence entre les deux est que le supraneural de *Brycon* juvénile présente une obliquité de 25° environ avec l'horizontale (schématisée par la colonne vertébrale) alors que le 3e supraneural de *Ramallichthys* est sensiblement parallèle à la colonne vertèbrale (fig. 33C). Si on compare cette fois le supraneural unique d'un *Brycon* juvénile (fig. 33B) à celui d'un stade adulte (fig. 33A) on constate que l'angle formé par l'axe longitudinal de cet os avec la colonne vertébrale augmente de 25° à 40° environ ; c'est pourquoi je n'ai pas attaché d'importance à cette différence légère d'obliquité entre *Ramallichthys* et un *Brycon* juvénile. Par ailleurs, ce schéma démontre clairement que chez un *Brycon* juvénile, le supraneural est large dorsalement et étroit ventralement et non le contraire comme l'écrivent Fink, Greenwood & Fink (1984 : 1037).

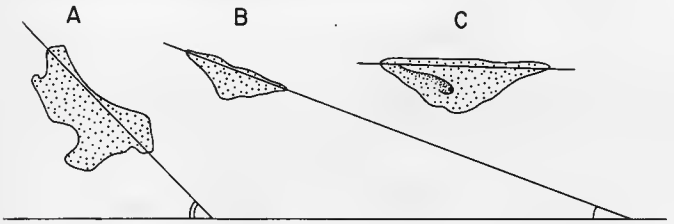


FIG. 33. — Position comparée des supraneuraux antérieurs de : A. *Brycon meeki* adulte (d'après Rosen & Greenwood, 1970 : fig. 2) ; B. *Brycon meeki* juvénile (*ibid.*, fig. 1) et C. *Ramallichthys orientalis*.

Par contre, il me semble inapproprié de comparer ce 3e supraneural de *Ramallichthys* aux supraneuraux des Gonorhynchoidei comme *Kneria, Parakneria* ou *Phractolaemus*. Chez *Kneria*, un seul supraneural élargi est situé entre les épines du 2nd centrum (Lenglet, 1974 : fig. 17 1 et II) ; chez *Parakneria*, le 3e supraneural unique est absolument minuscule (*ibid.*, fig. 17 1 et 11) ; chez *Phractolaemus*, l'unique supraneural situé entre les 2e et 3e centra n'a pas du tout cette même forme triangulaire (Thys van den Audenaerde, 1961 : fig. 12). Chez *Gonorhynchus* les supraneuraux modifiés ont tous sensiblement une même forme effectivement triangulaire, mais cependant, l'axe le plus long de ce triangle est parallèle à celui de tous les autres supraneuraux modifiés ou non (c'est-à-dire à 45° environ mais penchés vers l'arrière) ; il ne ressemble en rien au schéma de *Ramallichthys*.

Postérieurement, ce supraneural s'appuie exactement contre le quatrième supraneural (*Sn4*), élément qui n'existe plus chez les Cypriniformes, mais que l'on retrouve chez certains Characiformes (voir discussion, p. 57). Ce quatrième supraneural est le dernier élément modifié au-dessus d'un quatrième arc neural large et autogène, à épine neurale un peu mieux différenciée que la précédente.

Ventralement, il y a peu de modification des éléments hémaux. Il est difficile de savoir comment se présentaient (si elles existaient) les parapophyses des deux premiers centra.

Au niveau de la troisième vertèbre, la première côte pleurale (*c.pl.1*) est considérablement élargie comme chez les Gonorhynchiformes. Aucune parapophyse n'est visible. Les côtes suivantes sont élargies au niveau de leur partie proximale, rappelant le genre énigmatique *Pharmacichthys* laissé *incertae sedis* au niveau de l'ordre et du super ordre (Gayet, 1980a : fig. 15).

On note chez *Ramallichthys*, un léger raccourcissement des deux premiers centra seulement.

L'interprétation des modifications de ces éléments vertébraux antérieurs sera envisagée lors des conclusions.

Source : MNHN, Paris

b) Description des vertèbres postérieures (fig. 30, 34-35).

A partir de la 5e vertèbre, les arcs neuraux toujours élargis vont cependant diminuer de taille, individualisant de plus en plus les épines neurales. Au niveau de cette 5e vertèbre, l'arc neural est légèrement plus haut que la hauteur du centrum correspondant, puis il diminue de taille régulièrement jusqu'aux vertèbres caudales. Jusqu'au niveau des nageoires pelviennes, l'arc neural présente, à sa partie supéro-antérieure, une prézygapophyse (*pré.zyg.sup*). Postérieurement, à la base de l'épine neurale, on observe un foramen neural (*fo.n*) séparant une postzygapophyse (*post.zyg.sup*) dont l'extrémité distale rejoint l'épine neurale au-dessus de ce foramen (fig. 34A). Les vertèbres suivantes présentent des arcs neuraux pleins sans foramen.

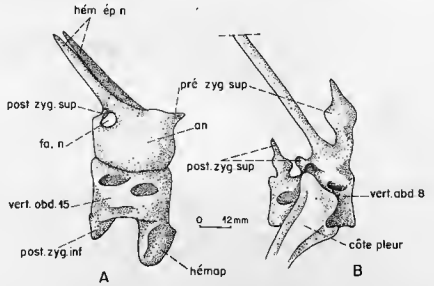


FIG. 34. — Vue latérale gauche de vertèbre abdominale de A) *Ramallichthys orientalis* Gayet (holotype EY.386) et B) *Micrograx terraesantae* (ACT n° 41).

Si on compare ces arcs neuraux à ceux des Cypriniformes (fig. 34B), on constate qu'antérieurement, il existe une prézygapophyse très développée qui vient s'appuyer contre l'épine neurale de la vertèbre précédente. Postérieurement, deux postzygapophyses sont développées. La plus postérieure a une hauteur à peine inférieure à celle du centrum correspondant. Chez les Characiformes, les apophyses sont nettement moins développées. Chez *Gonorhynchus*, la prézygapophyse connaît un certain développement et vient s'appuyer contre le bord antérieur de l'épine précédente, mais il n'y a pas de postzygapophyse (Monod, 1963 : fig. 53-54).

Chez *Ramallichthys*, les hémi-épines neurales (*hém.ép.n*) ne sont soudées entre elles qu'à partir de la 17e vertèbre abdominale et les arcs neuraux sont tous autogènes. Les supraneuraux, fins et allongés, sont observables de la 5e vertèbre (les précédents sont modifiés) à la 15e vertèbre. Il ne semble pas y avoir de supraneural juste en avant de la nageoire dorsale.

Ventralement, on observe également dès les premières vertèbres, le développement d'hémapophyses (*hémap*) et de zygapophyses postérieures (*post.zyg.inf*). Au niveau des vertèbres antérieures, l'hémapophyse est nettement plus développée que la zygapophyse postérieure. Il y a ensuite développement de cette dernière pour arriver à une égalité de taille vers la 20e vertèbre environ (l'hémapophyse est cependant toujours plus large). A partir de la 26e elle s'allonge pour servir de support aux axonostes proximaux de la nageoire anale.

Des épineuraux sont visibles dorsalement et apparaissent bifurqués au niveau des vertèbres postabdominales. Ils s'éloignent très vite de la colonne vertébrale. Ils s'arrêtent, comme les épipleuraux au

Source : MNHN, Paris

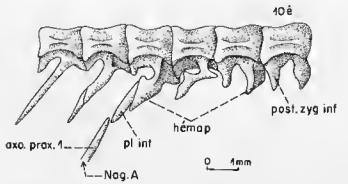


FIG. 35. — Passage des vertèbres abdominales aux vertèbres postabdominales chez *Ramallichthys orientalis* Gayet (holotype EY.386).

niveau des vertèbres caudales. Ces épipleuraux, situés pour les premiers sur les vertèbres abdominales, s'éloignent rapidement de l'axe vertébral. Ils sont bifurqués au moins vers la 10e vertèbre.

Des épicentraux supérieurs et inférieurs sont articulés à tous les centra abdominaux et postabdominaux. Le nombre et la diversité de ces os intermusculaires peuvent se comparer à ce que l'on observe chez *Gonorhynchus* (Monod, 1963) et chez les Clupéiformes.

B. — LES NAGEOIRES IMPAIRES.

a) Nageoire dorsale (fig. 30, 36).

Elle débute à la verticale de la 19e vertèbre et se compose de 13 lépidotriches dont 11 articulés et 10 bifurqués. Les deux premiers, plus courts, apparaissent épineux (*r.ép*), les deux hémi-épines n'étant cependant pas soudées entre elles. Le troisième lépidotriche est le plus long (*r.art. 1*) et la taille des suivants diminue rapidement (jusqu'au 1/3 de la longueur du plus grand).

L'endosquelette se compose de 11 axonostes proximaux qui s'encastrent entre les épines neurales des 15e et 16e vertèbres (pour le premier axonoste) et les 22e et 23e vertèbres (pour le dernier). Le pre-

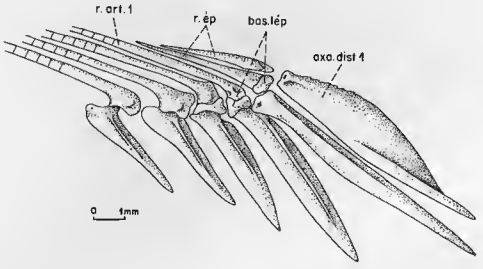


FIG. 36. — Vue latérale droite de la nageoire dorsale de *Ramallichthys orientalis* Gayet (holotype EY.386).

Source : MNHN, Paris

mier axonoste (*axo.dist.1*) est élargi et présente un bord antérieur dentelé à sa partie distale. Le second est le plus long. Les axonostes distaux, rectangulaires, ne sont visibles qu'à partir du 5e lépidotriche articulé. Les 4 rayons mous antérieurs semblent, en effet, s'articuler directement sur les axonostes proximaux comme de véritables épines (l'observation est cependant difficile et non certaine). Il faut également signaler que la base des 4 premiers rayons n'est pas entièrement fusionnée à la partie distale correspondante.

b) Nageoire anale (fig. 30).

Elle débute à la verticale de la 30e vertèbre et se compose de 6 lépidotriches articulés, précédés de deux petits lépidotriches épineux. La longueur des lépidotriches équivaut à la hauteur de la partie ventrale du corps à ce niveau.

L'endosquelette est constitué de 6 axonostes proximaux. Les deux premiers s'appuient sur la partie antérieure de l'épine hémale de la 28e vertèbre.

c) Squelette caudal axial et nageoire caudale (fig. 30, 37).

La nageoire caudale, fourchue, se compose de 19 lépidotriches articulés dont 17 branchus, précédés de 12 rayons marginaux dorsaux (*r.m.d*) et de 6 ventraux (*r.m.v*). Une légère hypurostégie s'observe aux deux lobes.

Une fenêtre caudale (Gaudant, 1978b : 9) (*fen.caud*) est observable entre le rayon principal dorsal et le premier rayon marginal qui lui est accolé. On retrouve une fenêtre identique chez les Cypriniformes (fig. 38, 39) et chez *Gonorhynchus*. Chez *Chanos*, à ce niveau, les deux rayons intéressés sont accolés (un léger espace est cependant observable mais il est situé nettement plus en arrière).

La nageoire est supportée par 5 centra distincts ; le dernier étant le résultat de la fusion de la première vertèbre préurale (*PU1*) et des vertèbres urales 1 et 2 (*U1* et *U2*). En effet, la seconde vertèbre urale n'est pas séparée comme cela s'observe chez certains Ostariophysi (cf. p. 67).

Chez tous les spécimens observés, ce complexe est formé de la fusion des 3 vertèbres citées, mais également de l'arc neural, court, de la première vertèbre préurale (*n.PU1*) du premier uroneural (*Un1*)

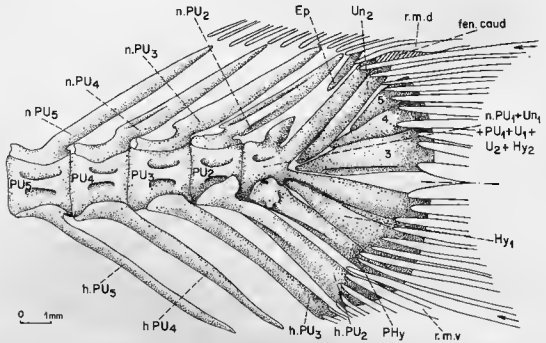


FIG. 37. — Vue latérale gauche du squelette caudal de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.425).

Source : MNHN, Paris

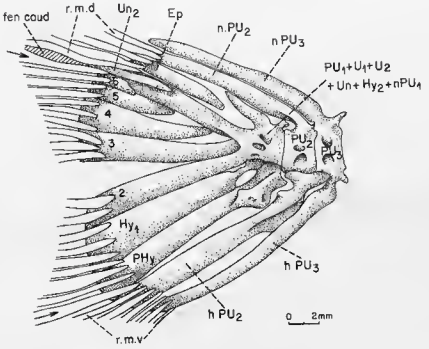


FIG. 38. — Vue latérale droite du squelette caudal de *Barbus barbus* (ACT n° 3).

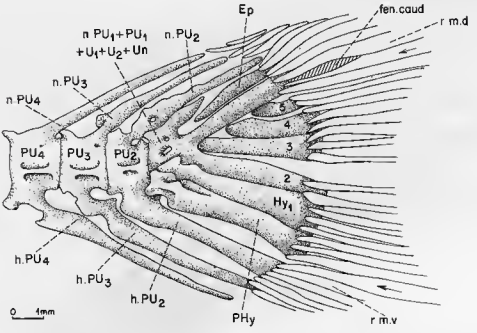


FIG. 39. — Vue latérale gauche du squelette caudal de *Garra rufa* (ACT n° 28).

Source : MNHN, Paris

et du second hypural (*Hy2*). Chez tous également, on observe un seul épural (*Ep*), un deuxième uroneural (*Un2*) long et très développé puisque atteignant le complexe terminal, un parhypural (*PHy*) autogène porteur d'une parhypurapophyse, ainsi que les épines hémales et neurales, toutes de même longueur, et enfin 5 hypuraux seulement (*Hy1* à *5*) comme chez certains Cyprinifomes miocènes (Obhrelova, 1967 : fig. 7, 17) ou actuels (*Garra rufa* : fig. 39), et chez certains Gonorhynchiformes comme *Notogoneus* (Gaudant, mémoire en préparation), *Charitosomus* (Patterson, 1970 : fig. 45). Fink, Greenwood & Fink (1984 : 1037) doutent de la présence de 5 hypuraux seulement chez *Ramallichthys* arguant du fait que « le second uroneural est d'une largeur disproportionnée en comparaison avec tous les uroneuraux connus par eux ». Confondre un uroneural avec un hypural me semble pour le moins difficile. Par ailleurs, chez l'individu EY.133, cet uroneural s'emboîte dans une concavité allongée, peu profonde, visible le long du premier uroneural. Quant à la largeur disproportionnée de cet uroneural, elle a déjà été remarquée par Patterson (1970 : fig. 45) chez *Charitosomus*. Chez ce genre en effet (Gayet, mémoire en préparation), ce second uroneural peut être, soit très large et long (*Charitosomus hakelensis*), soit petit et grêle (*Charitosomus* nov. sp.). Chez un nouveau genre proche de *Charitosomus*, ce second uroneural, très développé, atteint la base du 3e hypural. Enfin, pourquoi s'étonner de la présence de 5 hypuraux seulement, alors que ce nombre réduit s'observe chez *Notogoneus* (Gaudant, *ibid.*), *Gonorhynchus*, *Grasseichthys*, *Phractolaemus* (Rosen & Greenwood, 1970 : fig. 9 et 11) et parfois *Cromeria* (Thys van den Audenaerde, 1961 : fig. X) comme le signalent les auteurs eux-mêmes. Le second hypural est toujours fusionné au complexe terminal.

C. — Le squelette appendiculaire.

a) Ceinture scapulaire et nageoires pectorales (fig. 40, 41).

La ceinture scapulaire est difficilement observable en raison de la présence quasi constante de l'appareil operculaire.

Le supratemporal (*Stp*) (fig. 40), est un très petit os long, rectangulaire, traversé en son centre, sur toute sa longueur, par le canal sensoriel (*c.s.*). Chez *Microgrex*, le supratemporal est encore plus réduit, puisque limité au canal sensoriel lui-même. Chez *Chanos*, le supratemporal est triangulaire.

Le posttemporal (fig. 40) a une forme triangulaire légèrement incurvée sur sa partie antérieure, ce qui lui donne un aspect fourchu. Les deux branches, épiotique (*br.épo.Pt*) et intercalaire (*br.int.Pt*) sont cependant très peu individualisées. Latéralement à la branche épiotique, un processus médian, bien marqué, part en direction du supratemporal ; il devait protéger le canal sensoriel.

Le supracleithrum (*SCl*) (fig. 40) est formé de deux parties, une tête élargie transversalement qui s'articule avec le posttemporal et le corps allongé fusiforme sur lequel vient s'appuyer dans une gouttière allongée, la branche supérieure du cleithrum.

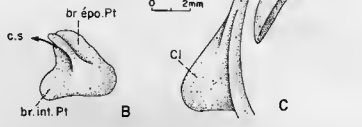


Fig. 40. — Éléments dorsaux de la ceinture scapulaire de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.425).

Source : MNHN, Paris

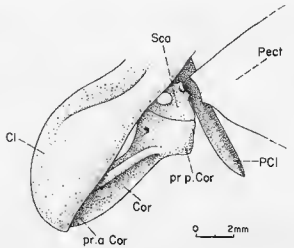


FIG. 41. — Éléments ventraux de la ceinture scapulaire de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.133).

Le cleithrum (*Cl*) (fig. 40, 41) est constitué par deux branches de développement sensiblement égal. La plaque postérieure de la branche supérieure n'atteint pas la moitié de la hauteur du bourrelet antérieur qui se termine en pointe émoussée au-dessous de la tête du supracleithrum. La branche inférieure s'élargit progressivement et atteint son maximum de largeur à sa partie la plus distale.

Il n'existe qu'un seul postcleithrum (*PCl*) (fig. 41) élargi ventralement comme chez les Cypriniformes. Cet os est absent chez les Gonorhynchiformes.

La scapula (*Sca*) (fig. 41), difficile à observer, présente un processus articulaire pour le premier lépidotriche de la nageoire pectorale semblable à celui que l'on peut observer chez *Gonorhynchus, Chanoides* et chez les Cypriniformes. Chez *Chanos*, le premier lépidotriche dorsal de la nageoire pectorale s'articule dans une cavité de la scapula (Pasleau, 1974, fig. 22).

Le coracoïde (*Cor*) (fig. 41) s'articule à la scapula par toute la largeur de la base de celle-ci. Le processus postérieur (*pr.p.Cor*) n'est pas individualisé. Le coracoïde ne vient en contact du cleithrum qu'à son extrémité distale par un processus antérieur large (*pr.a.Cor*) ; il ne présente pas de foramen.

Il n'a pas été possible de savoir si un mésocoracoïde était présent ou non.

Les nageoires pectorales (fig. 30) sont situées à mi-hauteur entre la colonne vertébrale et la ligne ventrale du corps. Elles sont composées de 14 lépidotriches articulés et bifurqués, dont la longueur correspond à environ celle de 3 centra à leur niveau. Les radiaux ne sont pas observables.

b) Ceinture et nageoires pelviennes (fig. 42).

La pointe antérieure des os pelviens est située exactement à la verticale de l'extrémité proximale du premier axonoste proximal de la nageoire dorsale. L'os pelvien est une plaque triangulaire allongée, marquée le long de son bord extérieur d'un fin bourrelet qui surplombe une gouttière (*g.pelv*). L'os n'est pas bifurqué antérieurement. Le processus ischiac (*pr.isch*) est court ; sa partie distale devait être

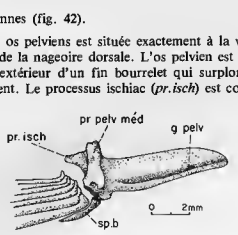


FIG. 42. — Vue latérale de la ceinture pelvienne droite de *Ramallichthys orientalis* Gayet (individu EY.133).

Source : MNHN, Paris

cartilagineuse. Il est situé parallèlement à l'axe de l'os pelvien et est précédé par un second processus. Il diffère totalement du processus ischiac à peine individualisé de *Gonorhynchus* (Monod, 1963 : fig. 50).

Les nageoires pelviennes se composent de 7 lépidotriches articulés et bifurqués (pour au moins 6 d'entre eux). Le lépidotriche extérieur présente une structure originale ; sa moitié interne, et elle seule, est ornée à chaque article d'une série de minuscules crochets dirigés vers l'avant. Une telle observation a été faite chez *Pharmacichthys numismalis* (Gayet, 1980a, fig. 23). Un petit stylet pelvien (= splint bone) est présent à la base de ce lépidotriche (*sp.b*).

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

ANALYSE DES CARACTÈRES UTILISÉS PAR FINK & FINK (1981) ET COMPARAISON AVEC CEUX DES FORMES FOSSILES

L'utilisation du terme Ostariophysi selon Fink & Fink (1981) représentant les anciens Ostariophysi (Cypriniformes + Characiformes + Siluriformes) auxquels ces auteurs ont ajouté les Gonorhynchiformes, me semble une aberration et complique considérablement la lecture et la compréhension de tous les textes. Néanmoins, pour une meilleure compréhension de l'analyse qui suit, j'ai conservé tous les termes utilisés par Fink & Fink ainsi que la même présentation (titres et numéros de caractères) que celle donnée par ces auteurs. Seuls les caractères des Ostariophysi, des Otophysi, des Characiphysi, des Gonorhynchiformes, des Cypriniformes et des Characiformes sont revus dans ce mémoire (fig. 43). Les caractères des Siluriformes (Siluroidei et Gymnotoidei) sont donc laissés sans analyse et considérés momentanément comme valables selon l'étude des auteurs.

I. — ANALYSE PROPREMENT DITE

1. — Neurocrâne.

1) Présence, chez les Cypriniformes, d'un kinethmoïde à l'avant du mésethmoïde. Cet os est présent chez *Ramallichthys*. Chez *Judeichthys* (Gayet, 1985b) aucune observation n'a pu être faite à ce niveau. Chez *Chanoides*, Patterson (1984a : 452) a démontré que l'os présent à l'avant du mésethmoïde n'était pas l'homologue du kinethmoïde tel qu'il est défini chez les Cypriniformes (cf. analyse de *Chanoides*, p. 55). Chez *Lusitanichthys* cet os est absent.

2) Chez les Characiphysi, le vomer s'articule antérieurement avec le mésethmoïde. Se référant à Patterson (1975b : 501) pour la nature composite du vomer, Fink & Fink (p. 312) estiment que la partie enchondrale du vomer (= ethmoïde ventral) des Characiformes et des Gymnotoidei possède un joint synchondral oblique ou vertical avec le mésethmoïde. Notons à ce sujet, d'une part, que les relations de ces deux os ne sont pas précisées chez les Siluriformes qui pourtant appartiennent aux Characiphysi, et d'autre part que la nature composite du vomer a été effectivement signalée par Patterson, mais seulement chez *Salmo, Exocoetus, Cycloplexus, Solea, Heterotis* et *Cyprinus*, pour lesquels des études ontogénétiques ont été réalisées par différents auteurs (voir Patterson, 1975b). Fink & Fink ne précisent pas si l'ontogénie du vomer des Characiphysi a été réalisée par eux-mêmes ou s'ils ont extrapolé, sans preuve, les écrits de Patterson. Quoiqu'il en soit, ce caractère relatif à l'articulation du vomer semble valable et n'est présent, chez les formes fossiles considérées, que chez *Lusitanichthys* (Fig. 44) et chez *Salminops* (Gayet, 1985d : fig. 1, 2).

Source : MNHN, Paris

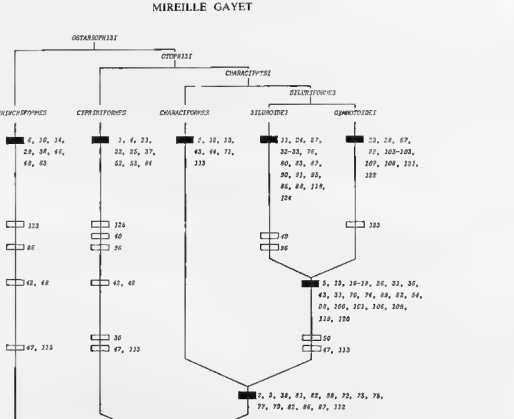


FIG. 43. — Diagramme des relations phylogénétiques des Ostariophysi, d'après Fink & Fink (1981, fig. 1).

3) Chez les Characiformes primitifs, et chez la plupart des Siluriformes, le mésethmoïde présente un processus antéro-ventral qui s'articule directement avec le prémaxillaire.

Chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys*, il ne semble pas y avoir de contact entre le prémaxillaire et le mésethmoïde. D'après Patterson (1984a : fig. 6) ce caractère serait certainement absent chez *Chanoides*. Chez *Lusitanichthys*, l'observation à ce niveau est difficile car la mâchoire est soit en position d'occlusion, et rien n'est observable, soit déplacée et il est alors très difficile de définir avec exactitude les articulations. Il semble cependant que le prémaxillaire s'articulait directement au mésethmoïde, mais aucun processus ventral n'a pu être observé (fig. 44).

4) Présence chez les Cypriniformes d'un « pré-ethmoïde » étroitement articulé entre le vomer et le mésethmoïde et sur lequel vient s'articuler le palatin. Les auteurs signalent eux-mêmes que chez *Chanos*, chez plusieurs Characiformes et chez quelques autres Téléostéens (Patterson & Rosen, 1977 : 98) un cartilage ou un corps ossifié probablement homologue, est présent entre le palatin, le maxillaire et le mésethmoïde. Chez *Chanoides*, Patterson (1984a : 435) décrit un ethmo-palatin, mais précise que le nom n'implique aucune homologie avec aucun des os ou cartilages aux mêmes relations, décrits chez certains Cypriniformes (Starks, 1926) ou Characiformes (Bertmar, 1959 ; Fink & Fink, 1981 ; Daget, 1964 ; Vari, 1979). J'avais signalé (Gayet, 1982d : 47) que ce caractère ne pouvait pas être considéré, pour les raisons exposées ci-dessus, comme une synapomorphie des Cypriniformes. Cependant, j'estime

Source : MNHN, Paris

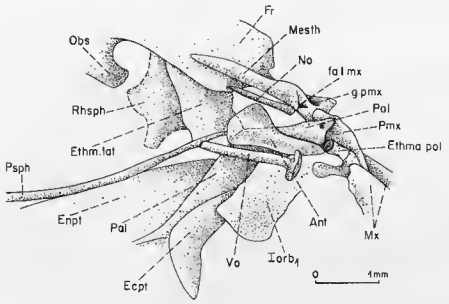


FIG. 44. — Vue latérale de la région ptérygo-carrée droite de *Lusitanichthys characiformis* Gayet (individu IST 556).

actuellement que si la présence ou l'absence de ce pré-ethmoïde ne peut pas être considérée comme une synapomorphie dans l'une ou l'autre lignée, par contre il y a effectivement une différence notable entre un pré-ethmoïde de Cypriniformes, accolé étroitement au vomer et au mésethmoïde et un ethmo-palatin de Characiformes, petit os plus ou moins tubulaire, sans contact avec le vomer (Fink, Greenwood & Fink, 1984 : 1040 et Gayet, sous presse). Dans ce sens, *Ramallichthys* possède un pré-ethmoïde tel qu'il se présente chez les Cypriniformes, c'est-à-dire étroitement articulé entre le vomer et le mésethmoïde. *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 7) et *Lusitanichthys* possèdent par contre des ethmo-palatins (fig. 44) comme chez les Characiformes.

5) Caractère siluroidei.

6) Chez les Gonorhynchiformes, os et cartilage du septum interorbitaire sont fortement réduits. L'orbitosphénoïde est absent et les pleurosphénoïdes, petits, sont largement séparés (Fink & Fink, 1981 : 312). Chez les Cypriniformes au contraire, ces os connaissent un développement exagéré remplissant tout ou partie de la cavité orbitaire située au-dessus du parasphénoïde. Chez les Characiformes le développement est moyen. Notons, cependant, que chez certains d'entre eux comme *Hepsetus, Ctenolucius* ou *Hoplias* (Roberts, 1969 : fig. 11-13), l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes (= ptérosphénoïdes de l'auteur) sont très développés puisqu'ils atteignent le parasphénoïde.

Chez *Judeichthys* et chez *Ramallichthys* l'orbitosphénoïde n'a pas pu être observé. Chez ce premier genre cependant, un septum interorbitaire est bien développé.

Lusitanichthys (fig. 45) et *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 2) présentent un orbitosphénoïde et des pleurosphénoïdes normalement développés.

7) L'absence du basisphénoïde chez tous les Ostariophysi est contestée par certains auteurs. Chardon (*in litt.*) démontre la présence d'un bélophragme chez *Chanos*. Cet auteur agrée également l'opinion de Kindred (1919) qui estime que les ailes dorso-latérales du parasphénoïde, venant au contact du ptérosphénoïde, sont en fait des fragments de basisphénoïde soudés au parasphénoïde. Cet auteur a pu également observer la même disposition chez un jeune *Clarias* (21 mm) où les ailes du parasphénoïde se développent partiellement à l'intérieur du chondrocrâne, dans les méninges. En section transversale, le méningost s'étend médialement aux barres trabéculaires mais en est nettement séparé. Fink & Fink estiment (p. 313) que Kindred et « les autres » (qu'ils ne citent pas) se sont trompés dans cette interprétation relative aux lames latérales du parasphénoïde, mais aucune explication n'est donnée par ces auteurs au sujet de ce rejet. Quoiqu'il en soit, on peut estimer cependant que si l'absence du basis-

Source : MNHN, Paris

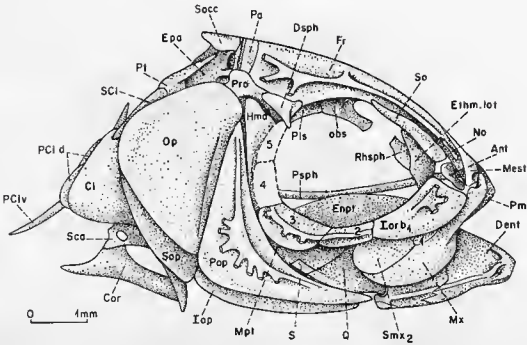


FIG. 45. — Reconstitution de la tête de *Lusitanichthys characiformis* Gayet.

phénoïde n'est pas totale chez tous les Ostariophysi (*Chanos*), la tendance à la disparition, au moins chez les adultes et à l'exception de *Chanos*, est réelle.

L'absence de basisphénoïde a été observée chez *Ramallichthys*, chez *Judeichthys*, chez *Lusitanichthys* et chez *Chanoides*.

8) Chez les Ostariophysi, d'après Rosen & Greenwood (1970), sacculi et lagenae sont situées plus postérieurement que chez les Téléostéens primitifs et plus près de la ligne médiane.

Ce caractère n'a pas pû être observé chez les formes fossiles.

9) Chez les Characiformes, un foramen est présent dans le prootique. D'après Roberts (1973 : 384), certains Cypriniformes possèderaient ce foramen. Par ailleurs, tous les Characiformes ne le possèdent pas (obs.pers, chez *Triportheus angulatus*). Vari (1979) ne mentionne pas un tel foramen ni chez les Citharinidae ni chez les Distichodontidae. Il n'est pas possible de savoir s'il existait ou non chez les formes fossiles.

10) Chez les Gonorhynchiformes, les pariétaux sont très réduits, à peine plus grands que les os portant le canal sensoriel ; les frontaux sont par contre plus étendus vers l'arrière par rapport à la condition primitive. On a vu cependant que chez certains Cypriniformes comme *Beaufortia* (fig. 3), les frontaux, développés, rejettent les pariétaux vers l'arrière et que le supraoccipital s'insère entre ces derniers ; en revanche, *Aethalionopsis* ne présente pas de pariétaux réduits (Taverne, 1981 : fig. 3), bien que totalement séparés par le supraoccipital.

Ramallichthys et *Judeichthys* présentent incontestablement le schéma gonorhynchiforme, avec le supraoccipital qui sépare totalement les deux pariétaux. Néanmoins, on a vu que, contrairement à *Chanos*, les frontaux ne sont pas en contact avec les épiotiques.

Chanoides présenterait, d'après Patterson, une disposition typiquement otophysi, tandis que chez *Lusitanichthys*, les frontaux et les pariétaux sont séparés par une fontanelle postérieure comme chez de nombreux Characiformes ; chez *Salminops* également (Gayet, 1985d : fig. 14 et 1).

11) Caractère siluroïdei.

Source : MNHN, Paris

12) Présence d'une ouverture dorso-médiale dans la fosse posttemporale chez les Characiformes. Seul, parmi les 4 formes fossiles, *Lusitanichthys* présenterait cette ouverture (fig. 44).

13) Caractère siluroidei.

14) Chez les Gonorhynchiformes, l'exoccipital seul (chez *Chanos* et chez *Gonorhynchus*) ou l'exoccipital et le supraoccipital (Kneriidae et probablement *Phractolaemus*) présentent un bord cartilagineux postéro-dorsal proéminent qui n'existe pas chez les Otophysi.

Cependant, si, comme le signalent Fink & Fink (p. 304), *Gonorhynchus* est le groupe frère plésiomorphe des Kneriidae + *Phractolaemus* et que l'ensemble des deux est le groupe frère apomorphe de *Chanos*, il apparaît plus simple par conséquent, de considérer simplement le caractère « bord cartilagineux postéro-dorsal de l'exoccipital proéminent » comme synapomorphie de tous les Gonorhynchiformes. Ce caractère dont la compréhension n'est pas évidente, semblerait être également présent chez certains Siluroidei (Chardon, *comm. pers.*). Il n'a pas pu être observé chez aucune des 4 formes fossiles considérées.

15) Chez les Characiformes, la capsule lagénaire est grande, globuleuse, et se projette nettement latéralement au condyle crânial.

Ce caractère n'existe pas chez *Ramallichthys*, *Judeichthys* et *Lusitanichthys*. Patterson n'en parle pas chez *Chanoides*. Il est présent chez *Salminops* (Gayet, 1985d : fig. 2).

2. — Région orbitale.

16 à 19) Caractères siluroidei.

3. — Suspensorium.

20) Chez les Ostariophysi, la partie dermique du palatin est absente. Il semble que lorsque le dermopalatin existe chez les Otophysi, il ne soit qu'une plaque portant des dents, sans proches relations avec l'autopalatin (Gosline, 1973 : 768). Roberts (1969 : 417) a d'ailleurs posé la question de savoir si cette plaque dentaire était bien un dermopalatin. En tout état de cause, cette absence semble être effective chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys*. De même, chez *Lusitanichthys* (Gayet, 1985d : fig. 24) il s'agit d'un palatin, contrairement à l'appellation que je lui avais donnée (Gayet, 1981a : fig. 5).

Chez *Chanoides*, Patterson signale également l'absence de ce dermopalatin.

21) Chez les Cypriniformes, la partie antérieure du palatin présente un processus dorso-médial qui vient buter contre le mésethmoïde. Ce processus n'est jamais présent chez les autres Ostariophysaires.

Un tel processus a été décrit chez *Ramallichthys*. Il est absent chez *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 8) et apparemment aussi chez *Lusitanichthys* (Gayet, 1985d : fig. 24). Rien n'a pu être observé chez *Judeichthys*.

22) Chez les Cypriniformes, le palatin s'articule postérieurement dans une facette concave de l'entoptérygoïde. Il n'y a pas d'articulation spéciale chez les autres Ostariophysi ni chez les autres Téléostéens. En fait, une articulation « spéciale » est également présente chez certains Gonorhynchiformes puisque *Aethalionopsis* (Taverne, 1981 : fig. 4), *Parachanos* (*ibid.* : fig. 10), *Kneria* [Giltay (= *Xenopomatichthys*), 1934 : fig. 4 ; Lenglet, 1974 : fig. 10] et *Parakneria* (Lenglet, 1974 : fig. 13) présentent un palatin articulé avec l'ectoptérygoïde.

Howes (1978 : fig. 9) figure la joue de *Luciobrama macrocephalus*. Chez cette espèce, l'auteur présente un palatin qui ne peut pas s'articuler avec l'entoptérygoïde avec lequel il entre en contact par un bord long et oblique (schéma primitif). Par contre, la branche antérieure de l'ectoptérygoïde a disparu ; ce dernier ne se glisse pas sous le palatin ; dans le prolongement de cet os, il entre en contact

Source : MNHN, Paris

avec lui par l'intermédiaire d'un cartilage. Cette disposition, qui n'a rien à voir avec un Cypriniforme, contredit Fink & Fink. Par contre, elle n'est pas sans rappeler la disposition observée chez certains Gonorhynchiformes (voir plus haut). Une vérification sur un matériel identique est à espérer.

Chez *Ramallichthys*, il se peut qu'une articulation ait existé entre le palatin et l'entoptérygoïde (fig. 25), mais il est impossible de l'affirmer puisque ni la facette articulaire de l'entoptérygoïde ni le condyle d'articulation du palatin n'ont pu être observés séparément. En tout état de cause, les relations palatin-entoptérygoïde observées chez *Ramallichthys* sont plus proches de celles des Cypriniformes que de celles existant chez les Gonorhynchiformes ou chez les Characiformes.

Chez *Lusitanichthys*, le palatin vient se glisser le long du bord ventral de l'entoptérygoïde. Chez *Chanoides*, Patterson (1984a : 450) estime que l'articulation entre le palatin et l'entoptérygoïde est différente de celle observée chez les Cypriniformes.

Notons cependant que, d'après les descriptions faites par Patterson (1984a : 435) et des observations personnelles, les extrémités postérieure du palatin et antérieure de l'entoptérygoïde de *Chanoides* ne sont pas visibles séparément. Or, en vue latérale, la facette elle-même n'est pas observable. Par ailleurs, le crochet entoptérygoïdien latéral au palatin n'empêche pas la présence d'un contact semblable à celui des Cypriniformes ; par contre il peut le cacher. Il est entendu que nous parlons de « contact » et non « d'articulation », puisque chez *Chanoides*, le palatin n'est pas libéré par l'ectoptérygoïde.

23) Caractère gymnotoidei.

24) Caractère siluroidei.

25) Chez les Cypriniformes, l'ectoptérygoïde ne recouvre pas le palatin par sa partie antérieure, ce qui permet à ces os une relative mobilité par rapport au reste du suspensorium. Chez les Téléostéens primitifs et chez les Characiformes, l'ectoptérygoïde s'étend antérieurement sous le bord ventral du palatin. Notons que chez certains Characiformes comme *Brycon meeki* (Weitzman, 1962 : fig. 10) l'ectoptérygoïde vient à peine recouvrir médialement le palatin. Gosline (1973 : 768) estime d'ailleurs que l'ectoptérygoïde et l'entoptérygoïde (et non l'ectoptérygoïde seul selon citation de Fink & Fink, 1981 : 319) présentent une certaine mobilité. Par ailleurs, chez *Chanos*, si l'ectoptérygoïde se glisse bien sous le palatin comme l'ont dessiné Fink & Fink (1981, fig. 8), il ne se présente pas sous forme de fine baguette mais connaît au contraire un développement postérieur au-dessus du bord supérieur du carré et atteint le métaptérygoïde (fig. 21). L'entoptérygoïde, quant à lui, atteint également le palatin qu'il double même sur une longueur égale à celle de la branche antérieure de l'ectoptérygoïde. En aucun cas, on observe chez un *Chanos* adulte, un tel cartilage entre ces os.

Fink & Fink (p. 304) considèrent également que la réduction de l'ectoptérygoïde (ainsi que la mobilité du palatin) est une synapomorphie reliant *Gonorhynchus* aux formes africaines ; or, nous venons de voir que cette réduction de l'ectoptérygoïde est présente également chez les Chanoidei fossiles et que chez tous, la réduction de l'ectoptérygoïde est suivie d'une articulation de cet os avec le palatin, ce qui n'est pas le cas ni pour *Gonorhynchus* (fig. 20) ni pour *Chanos* (fig. 21). Dès lors, pourquoi ces auteurs, 1) réunissent-ils, sur ce caractère, *Gonorhynchus* aux formes africaines alors qu'elles ne sont pas les seules au sein des Gonorhynchiformes à le posséder ? et, 2) font de ce caractère une synapomorphie des Cypriniformes (caractère 25) ?

Chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys*, l'ectoptérygoïde est réduit antérieurement mais la mobilité du palatin n'est donc pas complète. Chez *Judeichthys*, l'ectoptérygoïde est développé vers l'arrière au-dessus du carré et présente de ce fait une forme rappelant celle de *Chanos* (fig. 21). Chez *Charitosomus*, deux cas de figures se présentent ; soit une branche antérieure courte (*Charitosomus hakelensis*), soit deux branches de longueur sensiblement égale (*Charitosomus* nov. sp.). *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 6) et *Lusitanichthys* (Gayet, 1985d : fig. 24) ont un ectoptérygoïde dont la branche antérieure, bien développée, vient se glisser le long du palatin comme chez les Characiformes ; *Salminops* présente un ectoptérygoïde très long antérieurement et très étroit.

26) Caractère siluriforme.

27) Caractère siluroidei.

28) Caractère gymnotoidei.

Source : MNHN, Paris

29) Chez les Gonorhynchiformes, le suspensorium est allongé dans le plan parasagittal, dans la région située entre le condyle articulaire du carré et l'hyomandibulaire. Corrélativement, il y a allongement de l'interopercule et de la branche inférieure du préopercule (Fink & Fink, 1981 : 320).

Ce caractère est effectivement observable chez les Chanoidei depuis apparemment les plus anciennes formes, *Rubiesichthys* (Wenz, 1984 : fig. 1) et *Aethalionopsis* (Taverne, 1981 : fig. 2). Chez les Gonorhynchoidei, il est à peine ébauché chez le plus ancien *Judeichthys* (Gayet, 1985b : fig. 3), devient plus marqué chez *Charitosomus* [excessivement marqué chez un nouveau genre proche de *Charitosomus* (Gayet, mémoire en préparation], mais semble disparaître chez *Gonorhynchus* (bouche située très en arrière) ; chez des formes comme *Kneria*, cela paraît contestable (Giltay, 1934 : fig. 4 ; Lenglet, 1974 : fig. 12).

Chez la plupart des Cypriniformes, et chez les Characiphysi, il n'y a pas allongement du suspensorium.

Chez *Ramallichthys*, il n'y a aucun allongement du suspensorium, pas plus que chez *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 2) ou chez *Lusitanichthys* (fig. 45).

30) Ce caractère otophysi est quelque peu difficile à définir. En effet, Fink & Fink y incluent :

— la portion enchondrale du métaptérygoïde en forme de X à double ou simple tête,

— le bord postérieur de ce métaptérygoïde (ou la partie homologue du bord ventral) osseux et non cartilagineux,

— la présence d'une fenêtre quadrato-métaptérygoïdienne (chez les formes primitives).

Cela semble signifier que ces trois caractères sont liés entre eux (ou présents ensemble).

Outre que la forme « approximativement rectangulaire » du métaptérygoïde chez les Gonorhynchiformes me paraît contestable chez certains d'entre eux [*Gonorhynchus* (Monod, 1963 : fig. 3), *Kneria* et *Parakneria* (Lenglet, 1974 : fig. 12 et 13), *Chanos* (fig. 21)], cette fenêtre quadrato-métaptérygoïdienne est le plus souvent absente chez les Cypriniformes puisqu'on ne la retrouve que chez certains Cobitinae (Sawada, 1982), Homalopteridae (Ramaswami, 1952c) et chez certains Cyprinidae comme *Opsariichthys, Zacco, Chela* et *Macrochitichthys* (Regan, 1911 ; Greenwood *et al.*, 1966 ; Roberts, 1973 ; Gosline, 1975 et Howes, 1976, 1980). Or, le caractère primitif de quelques-unes de ces formes telle que *Opsariichthys* est contesté par certains auteurs (Roberts, 1973 ; Howes, 1980). De même chez les Cobitinae, la forme sans fenêtre (*Misgurus*) est considérée par Sawada (1982) comme moins spécialisée que les autres représentants de cette sous-famille. J'avais déjà signalé (1982d) que cette fenêtre était très probablement apparue plusieurs fois au sein des Otophysi, idée violemment contrée par Fink Greenwood & Fink (1984 : 1040). Or, Sawada a conclu, en accord avec Gosline (1973, 1975) et Howes (1980) (mais en désaccord sur les interprétations de l'apparition de cette fenêtre) que la présence de ladite fenêtre est un caractère dérivé au sein des Otophysi. Notons qu'une fenêtre homologue est également apparue en dehors des Otophysi, chez certains Clupéiformes comme *Brevoortia* (Gosline, 1970) ou *Clupea finta* (= *Alosa fallax*) (Ridewood, 1905), *Gudusia chapra* et *Ethmalosa fimbriata* (Todd, 1974), et il semble par ailleurs que personne n'en connaisse son réel fonctionnement.

Ramallichthys (fig. 25), *Judeichthys* (Gayet, 1985b : fig. 5), *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 5) et *Lusitanichthys* (Gayet, 1985d : fig. 24) ne présentent pas de fenêtre quadrato-métaptérygoidienne ; *Salminops* en possède une (Gayet, *ibid.* : fig. 2).

31 à 36) Caractères siluriformes ou siluroidei.

4. — MÂCHOIRES.

37) Chez les Cypriniformes, les points les plus dorsaux des prémaxillaires sont adjacents sur la ligne médiane. Chez les Gonorhynchiformes, les Characiformes et la plupart des Téléostéens, les points les plus dorsaux sont plus latéraux par rapport à la ligne médiane. S'il est vrai que certains Characiformes comme *Triportheus* sont en accord avec les observations de Fink & Fink, les exemples choisis par ces auteurs (*Xenochara* et *Rhoadsia*) illustrent mal le caractère incriminé (de même que la plupart

Source : MNHN, Paris

des Siluriformes). Par ailleurs, ce caractère n'est pas présent chez de nombreux Cypriniformes comme *Catostomus* (*obs.pers.*), *Labeo, Garra* (Ramaswami, 1955b).

Chanoides ne possède pas de processus ascendants bien individualisés aux prémaxillaires. Ceux-ci sont présents chez *Lusitanichthys* (fig. 45), *Ramallichthys* (fig. 11) et *Judeichthys* (Gayet, 1985a : fig. 3), mais leur position par rapport à la ligne médiane est difficilement interprétable.

38) Chez les Gonorhynchiformes, les prémaxillaires sont des os fins et plats alors que chez la plupart des Téléostéens primitifs et chez les Cypriniformes, les prémaxillaires sont plus épais et plus robustes (Fink & Fink, 1981 : 321).

Il est difficile de considérer le prémaxillaire de *Gonorhynchus* avec « son condyle volumineux, (son) bouton aplati assez saillant pour être visible en vue latérale, (son) apophyse paramédiane flanquée à sa base d'une protubérance plus courte » (Monod, 1963 : 259), comme étant plat et fin.

Les prémaxillaires de *Ramallichthys* et de *Judeichthys* se présentent comme ceux des Ctenothrissiformes (Gaudant, 1978 : fig. 4) et par conséquent assez robustes. Ils se rapprochent plus de ceux des Cypriniformes, bien qu'ayant un processus alvéolaire court, ou de ceux de *Gonorhynchus*. Il semble certain, par contre, que le maxillaire soit toujours situé médianement par rapport au prémaxillaire, comme chez *Chanos* ou *Gonorhynchus*, contrairement à ce que l'on peut observer chez les Cypriniformes où le prémaxillaire est coincé entre deux processus articulaires, plus ou moins développés, du maxillaire. Cependant, la comparaison avec les représentants de cet ordre amène à certaines considérations. Chez *Tinca* (fig. 46A), le processus ventro-médial est présent et le processus supérieur (*pr.sup.Mx*), protubérance aux bords arrondis, en forme de champignon, assure l'articulation avec le pré-ethmoïde. Un processus latéral (*pr.lat.Mx*), peu développé, vient recouvrir le bord supérieur du prémaxillaire à l'angle formé par les deux branches ascendante et alvéolaire. Chez *Opsariichthys*, ce processus latéral est considérablement allongé et vient s'appuyer dans une cavité peu profonde du prémaxillaire (fig. 46B). Le processus médian, également bien développé, forme une pince avec le processus latéral, et maintient le prémaxillaire. Dorsalement, le processus supérieur moins différencié du corps de l'os, assure également l'articulation avec le pré-ethmoïde par l'intermédiaire d'un cartilage. Si *Opsariichthys* est une forme primitive au sein des Cypriniformes (Regan, 1911 ; Greenwood *et al.*, 1966 ; Fink & Fink, 1981), il est possible de considérer le processus latéral développé comme l'état plésiomorphe et sa réduction (figurés par *Tinca* et *Leuciscus*) comme l'état apomorphe. Si tel est le cas, il apparaît difficile, pour ce caractère, de relier *Opsariichthys* aux Gonorhynchiformes ; en effet, tous les représentants de cet ordre ont un prémaxillaire entièrement extérieur au maxillaire, sans processus latéral. Tous les maxillaires des Chanoidei, tant fossiles comme *Tharrias* qu'actuels comme *Chanos*, présentent deux processus situés dans le même plan : l'un vient s'accoler à la partie interne du prémaxillaire et peut être l'homologue du processus ventro-médial des Cypriniformes ; l'autre processus vient s'articuler au mésethmoïde. Chez *Gonorhynchus*, on a dit que le processus ventro-médial était réduit.

FIG. 46. — Vue latérale de la mâchoire supérieure de A) *Tinca tinca* (ACT n° 1) et B) *Opsariichthys* sp. (ACT n° 95).

Source : MNHN, Paris

Il serait donc impossible de faire dériver un stade-*Opsariichthys* d'un stade-*Gonorhynchus*. En revanche, si on considère *Ramallichthys* comme un stade primitif avec par conséquent la présence d'un processus ventro-médial et d'un processus supérieur moins différencié permettant l'articulation avec le pré-ethmoïde, il est alors possible de considérer un stade-*Tinca*, puis un stade-*Leuciscus*, comme plus évolués avec diminution du processus supérieur (encore bien individualisé chez *Tinca*) et développement d'un processus latéral. *Opsariichthys* devient alors le stade apomorphe, avec réduction du processus supérieur et développement exagéré du processus latéral. L'hypothèse qu'*Opsariichthys* est une forme évoluée et non primitive a déjà été formulée, sur la base d'autres caractères par Howes (1980).

39) Chez les Characiphysi, le maxillaire est situé postéro-latéralement au processus latéral du mésethmoïde et ne s'articule pas directement avec lui. Chez les Gonorhynchiformes, les Cypriniformes et la plupart des Téléostéens primitifs, l'articulation du maxillaire se fait directement avec l'ethmoïde (Fink & Fink : 321). *Aethalionopsis, Kneria* et *Parakneria* ne présentent pas d'articulation entre le mésethmoïde et le maxillaire. Seul, le maxillaire de *Chanos* semble être appuyé au cartilage mésethmoïdien. Enfin chez les Cypriniformes, le maxillaire s'articule avec le pré-ethmoïde et non directement avec le mésethmoïde (ce qui est mal représenté sur la figure 3B de Fink & Fink).

D'après Patterson (1984a : 436), le maxillaire de *Chanoides* s'articulerait en partie avec le mésethmoïde. Cet auteur a signalé la présence de 3 os tubulaires situés à l'avant du museau et qu'il considère comme étant des ethmo-palatins et un pseudo-kinethmoïde. Que cet auteur n'ait observé que 3 os ou que 3 os seulement aient été conservés, cela est tout à fait possible, mais j'estime que la similitude de forme de ces os (petits tubes de même grosseur, à section perpendiculaire au corps de l'os) est assez troublante. Leur position sur la figure 6 (p. 437) parfaitement parallèles l'un à l'autre, et leur position apparente en dessous du museau du mésethmoïde, rappelle incontestablement ce qui existe chez *Catostomus*. La présence à l'avant du mésethmoïde d'une pointe antérieure retire toute signification fonctionnelle à l'os médian. Enfin, l'absence de reliefs kinethmoïdiens sur cet os, absence que Patterson utilise pour faire de cet os un pseudo-kinethmoïde, s'expliquerait alors aisément. On peut se demander s'il ne manque pas effectivement un c., et la nomination de ces éléments serait alors pré-palatins et pré-ethmoïdes. Par ailleurs, la présence à l'avant du maxillaire de *Chanoides* de deux processus arrondis, renforce cette hypothèse ; le processus dorso-médial s'articulerait au mésethmoïde par l'intermédiaire du pré-ethmoïde et le processus dorso-latéral s'articulerait au palatin par l'intermédiaire du pré-palatin. Chez *Ramallichthys*, le maxillaire s'articule avec le pré-ethmoïde comme chez les Cypriniformes. Chez *Lusitanichthys*, le maxillaire s'articule au palatin par l'intermédiaire d'un petit ethmo-palatin et latéralement au mésethmoïde par son processus antérieur.

40) Les barbillons présents chez les Cypriniformes et chez les Siluriformes sont considérés par Fink & Fink comme étant apparus séparément. Notons à ce sujet que Patterson émet l'hypothèse de la présence possible de barbillons chez *Chanoides*.

41) Chez les Ostariophysi, les supramaxillaires sont absents en tant qu'ossifications séparées. Néanmoins, Fink & Fink eux-mêmes (citant Vari, 1983), signalaient l'existence de supramaxillaires chez certains Chilodontidae (*Chilodus*), Characidae (*Chalceus*)... Roberts (1973) a observé la présence de supramaxillaires chez certains Parodontidae. Aucune exception n'existe chez les Gonorhynchiformes et chez les Cypriniformes. Le problème était de savoir si cette présence est primitive ou secondaire. Pour Fink & Fink, comme pour Vari, ces supramaxillaires sont secondairement acquis. En tout état de cause, ces auteurs semblent ne plus retenir ce caractère puisqu'ils écrivent (Fink, Greenwood & Fink, 1984 : 1039) « qu'il a été mis en évidence à partir de taxon fossile (*Chanoides*) que l'absence de 2 supramaxillaires n'était pas une synapomorphie des Ostariophysi ». Bien que cela ne soit pas explicitement écrit, il semble que ces auteurs ne considèrent pas ce caractère comme étant une synapomorphie à un autre niveau.

Ramallichthys et *Judeichthys* ne possèdent pas de supramaxillaire. *Chanoides* en possède un seul (Patterson, 1984a : fig. 2) et *Lusitanichthys* deux (fig. 44).

42) Gonorhynchiformes et Cypriniformes, contrairement à ce que l'on observe chez les Téléostéens primitifs, ne possèdent pas de dents aux mâchoires (les dents prémaxillaires de *Gonorhynchus*

Source : MNHN, Paris

sont secondairement acquises). Chez les Characiphysi, les dents semblent être présentes dès les plus anciennes formes fossiles (Gayet, 1982a ; 1985d).

Ramallichthys, Judeichthys et *Chanoides* ne présentent pas de dents aux mâchoires. Chez *Lusitanichthys*, j'ai signalé (1981a : 178) la présence possible de très petites dents mandibulaires, mais ce caractère me paraît actuellement incertain (Gayet, sous presse).

43) Chez les Characiformes, les dents du rang externe du maxillaire et quelquefois du prémaxillaire, sont remplacées par des dents formées dans des cryptes de l'os et non dans l'épithélium. Ce caractère n'a pas pu être observé chez les fossiles.

44) La présence de dents multicuspides chez les Characiformes est considérée par Fink & Fink comme une plésiomorphie au niveau de cet ordre. Roberts (1967 : 231) a montré que les dents multicuspides des Characidae dérivent en fait de dents unicuspides qui se sont accolées. Par conséquent, les dents unicuspides de certains Characiformes sembleraient correspondre à l'état plésiomorphe pour cet ordre, l'état multicuspide n'apparaissant que pour certaines familles. Il est bien sûr possible que des réversions se soient réalisées, mais encore faudrait-il le démontrer.

45) Caractère siluriforme.

5. — Arcs branchiaux.

46) Les Gonorhynchiformes possèdent des « organes épibranchiaux », poches bilatérales situées dans la chambre branchiale, postérieurement aux 4e épibranchiaux. Ces organes ne sont pas présents chez la plupart des Ostariophysi et des Téléostéens inférieurs (Fink & Fink, 1981 : 322 citant Greenwood *et al.*, 1966).

Ce caractère n'est pas observable chez les formes fossiles. On peut cependant remarquer que si, comme le signalent Fink & Fink (1981 : 322) et Greenwood *et al.* (1966), on retrouve ces organes chez d'autres Ostariophysi, leur valeur de synapomorphie au niveau des Gonorhynchiformes paraît contestable. Ils existent également dans d'autres groupes en dehors des Ostariophysi, comme les Ostéoglossiformes. Par ailleurs, il faut remarquer que l'appareil épibranchial d'un *Chanos*, sac musculeux aveugle, est très différent de celui de *Gonorhynchus*, sorte de fente branchiale hypertrophiée avec de grandes branchiospines, lui-même très différent de ceux des autres Gonorhynchiformes. Quel rapport y a-t-il entre eux tous?

47) Chez les Gonorhynchiformes, les Cypriniformes et les Siluriformes, les dents sont absentes des deuxième et troisième pharyngobranchiaux et du basihyal. Cependant, ces dents ne sont présentes que chez certains Characiformes et il semble que cette disparition des dents s'intègre, comme le signalent Fink & Fink eux-mêmes (p. 322), dans une réduction générale des dents pharyngiennes (caractères 48 à 51). Par conséquent, je considère que cette tendance pourrait avoir une signification au niveau de tous les Ostariophysi mais il paraît cependant difficile de la considérer comme une synapomorphie de ce groupe, dans la mesure où de semblables régressions s'observent trop souvent en dehors des Ostariophysi.

48 à 50) Voir paragraphe précédent.

51) Caractère siluriforme.

52) Chez les Cypriniformes, le 5e cératobranchial est élargi et s'étend plus en arrière que les autres cératobranchiaux, contrairement à ce que l'on observe chez les autres Ostariophysi et chez les Téléostéens primitifs.

Chanoides présenterait des dents sur le 5e cératobranchial avec, chez certains spécimens, un début d'organisation, mais cet os ne présenterait pas la forme caractéristique observée chez les Cypriniformes. Chez *Lusitanichthys*, rien ne semble présent. Chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys*, nous avons vu (p. 31) que les plaques dentées pourraient appartenir à des 5e pharyngobranchiaux.

53) Chez les Cypriniformes, les dents du 5e cératobranchial sont soudées à l'os et non reliées à lui par des fibres de collagène. Chez *Chanoides*, Patterson a montré que les dents ne sont pas soudées à l'os.

Source : MNHN, Paris

6. — Vessie natatoire.

54 à 57) Chez les Ostariophysi, la vessie natatoire est : divisée en deux chambres ; recouverte d'une tunique péritonéale (d'après Rosen & Greenwood, 1970) ; attachée aux côtes pleurales des troisième et quatrième vertèbres et suspendue au mésentère dorsal épaissi antérieurement. Chardon (*in litt.*) estime que chez les Siluriformes, la vessie natatoire est nettement indivise et qu'il n'y a pas de raison de considérer que la totalité de cette vessie corresponde à la seule partie antérieure de la vessie des autres Ostariophysi, les parties antérieures étant nettement comparables chez tous.

Les caractères relatifs à la vessie natatoire n'ont pas pu être observés chez les formes fossiles.

7. — Vertèbres antérieures.

58) Chez les Ostariophysi, le supraneural antérieur à la première vertèbre est absent. Nous avons vu (p. 37) que chez *Charitosomus*, un supraneural est présent en avant de la première vertèbre, et, d'après Chardon (*in litt.*) chez *Diplomystes* (*contra* Fink & Fink, 1981 : fig. 17). Chez *Ramallichthys*, un élément dorsal situé au-dessus de l'arc neural peut correspondre soit à un claustrum, soit à un premier supraneural comme chez *Charitosomus*. Chez *Judeichthys*, ce premier supraneural semble anatomiquement absent.

59 et 61) Chez les Otophysi, le supraneural antérieur à l'arc neural de la seconde vertèbre est absent, ce qui signifie (d'après Fink & Fink, 1981) que les deux supraneuraux présents chez les Cypriniformes seraient les 3e et 4e ; de même (caractère 61 : supraneural antérieur à l'arc neural de la 3e vertèbre, absent chez les Characiphysi), l'unique supraneural présent chez les Characiphysi serait le 4e. Ceci me semble faux pour plusieurs raisons : un 4e supraneural est présent en arrière du supraneural développé chez de nombreux Characiformes et présent également chez *Ramallichthys* (fig. 31), *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 14) et *Lusitanichthys* (fig. 47). Patterson (1984a : 450) vient de faire une remarque analogue, mais, rien ne prouve, contrairement à ce qu'il écrit, que : « Le supraneural unique

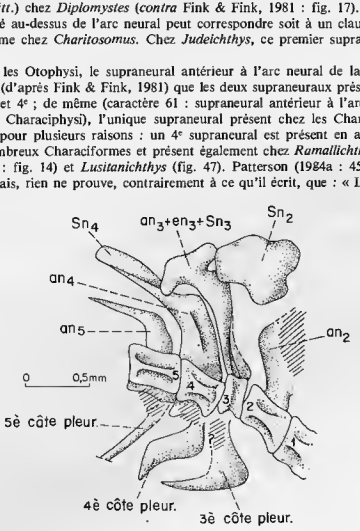


Fig. 47. — Vue latérale droite des éléments vertébraux antérieurs de *Lusitanichthys characiformis* Gayet (individu IST-529).

Source : MNHN, Paris

des Characiphysi (soit) évidemment homologue du plus postérieur des deux supraneuraux de *Chanoides* et corresponde au supraneural de la 3e épine neurale ». Il pourrait également correspondre à la fusion des deux supraneuraux de *Chanoides*. Fink, Greenwood & Fink (1984 : 1030), critiquant Gayet (1982d : fig. 4) à propos de l'hypothèse d'une future fusion des supraneuraux 4 et 3 chez *Ramallichthys*, estiment « qu'il n'y a aucune évidence que le 4e supraneural soit incorporé au 3e chez les Cypriniformes ou chez tout autre Ostariophysi ». Cela est parfaitement vrai, mais il n'y a pas non plus d'évidence à la disparition de ce supraneural. Au contraire, lorsque le premier supraneural disparaît, le second ne devient pas deux fois plus grand et ne prend pas sa place. Chez les Cypriniformes, le troisième supraneural, plus large, est situé à la place des troisième et quatrième supraneuraux. Chez les Characiformes, le supraneural unique, encore plus développé, occupe toute la place en avant de la 3e épine neurale. Pourquoi, par conséquent, ne pas admettre l'hypothèse d'une fusion des 3e et 4e supraneuraux chez les Cypriniformes et des 2e, 3e et parfois 4e chez les Characiformes. *Ramallichthys* (fig. 31) avec son 3e supraneural situé exactement au-dessus du 3e arc neural, parfaitement accolé au 4e va dans le sens de cette hypothèse. Chez les Gonorhynchiformes, il n'y aurait aucune fusion.

Chez *Lusitanichthys*, le problème semble quelque peu différent. Le second supraneural présente une forme en enclume semblable à celle du 3e supraneural de *Chanoides* (fig. 48). Le 3e supraneural avait également cette forme, moins massive cependant, mais il semble le plus souvent avoir fusionné à l'arc neural correspondant (fig. 47) ; le 4e supraneural est présent.

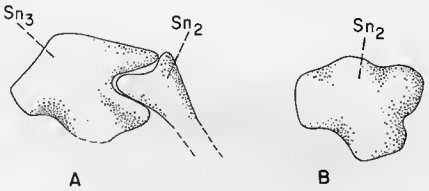


FIG. 48. — Comparaison des seconds supraneuraux de : A. *Chanoides macropoma* (d'après Patterson, 1984a : fig. 4) et de *Lusitanichthys characiformis* (d'après Gayet : 1985d : fig. 23).

En tout état de cause, Patterson a raison, *contra* Fink & Fink, de considérer l'absence (apparente) du second supraneural comme caractère de Characiphysi et non d'Otophysi.

60) Chez les Otophysi, le (ou les 2) supraneuraux antérieurs sont développés ventralement et forment un joint synchondral avec les arcs neuraux. Ceci semble être le cas pour *Ramallichthys* et peut-être pour *Charitosomus* sp. (fig. 32). Chez *Lusitanichthys*, il y a probablement fusion du 3e supraneural avec l'arc neural correspondant (fig. 7 et Gayet, 1985d : fig. 25). Chez *Judeichthys* on observe un emboîtement assez étroit entre supraneural et arcs neuraux. Il est évident que le joint synchondral en lui-même n'est pas observable mais plutôt un contact étroit ou un emboîtement des os concernés.

62) Chez les Characiphysi, le supraneural unique est incliné antérieurement et articulé avec le bord postérieur du crâne. Ce caractère est effectivement observable chez les Characiformes et chez les Gymnotoidei mais non chez les Siluriformes. Par ailleurs, Fink & Fink figurent chez *Opsariichthys* (fig. 14) un contact supraneural-crâne cartilagineux ; or, il s'agit très probablement, ici encore, de la représentation d'un stade juvénile. En effet, la limite antérieure du supraneural antérieur est située à la verticale (obs. pers.) ou en avant (Howes, 1980 : fig. 38) de la limite basioccipitale-premier centrum, et vient au contact de l'exoccipital.

Patterson ne précise pas si, chez *Chanoides*, le supraneural antérieur s'articule avec le crâne. Chez *Lusitanichthys* cette articulation est absente.

Source : MNHN, Paris

63) Chez les Ostariophysi, les portions dorso-médiales développées des arcs neuraux antérieurs, entrent en contact l'un de l'autre et avec le bord supérieur de l'exoccipital (formant un toit au-dessus du canal). Il est difficile de juger de la validité de ce caractère chez les formes fossiles.

64) Absence chez tous les Ostariophysi d'un arc neural autogène en avant de la première vertèbre. Ce caractère a pu être observé chez tous les fossiles considérés ici.

65) Chez les Gonorhynchiformes, l'arc neural antérieur est particulièrement agrandi et a un contact développé et serré avec l'exoccipital (*Chanos* et *Gonorhynchus*) ou avec l'exoccipital et le supraoccipital (Kneriidae et *Phractolaemus*). Chez les autres Ostariophysi, ce contact est petit (Fink & Fink, 1981 : 326).

Cet agrandissement particulier de l'arc neural est contestable. Si on le compare au développement de l'arc antérieur des Otophysi, transformé en scaphium, cet élargissement apparaît identique. Par ailleurs l'arc neural antérieur de *Gonorhynchus* n'est pas spécialement développé antérieurement (Greenwood *et al.*, 1966 : fig. 6 ; obs. pers.), pas plus que celui de *Tharrias araripis* figuré par Patterson (1984b : fig. 3). Si l'arc neural de *Chanos* entre largement en contact avec l'exoccipital, cela est dû parallèlement au développement postérieur de cet os, ce qui nous ramène au caractère 14 (p. 51) et aux relations phylogénétiques entre les différents genres de Gonorhynchiformes.

66) Chez les Otophysi, il y a transformation des éléments vertébraux antérieurs en un appareil de Weber. Fink & Fink donnent plusieurs caractères (transformation en claustrum, scaphium, intercalarium, tripus, os suspensorium, expansion supraneurale) pour cet appareil de Weber. Dans la mesure où toutes ces modifications sont présentes chez tous les Otophysi, et puisque Fink & Fink n'acceptent pas une apparition double de cet appareil de Weber, je ne vois pas la nécessité de dissocier cet appareil, à ce niveau, en autant de caractères.

67) Caractère gymnotoidei.

68) Chez les Characiphysi, le scaphium est développé nettement en avant du bord de la première vertèbre. Ce caractère est, à mon avis, en relation directe avec le rétrécissement du premier centrum. Chez les Cypriniformes dont le premier centrum est rétréci, le scaphium dépasse également vers l'avant ce bord antérieur (Howes, 1980 : fig. 38). Contrairement à ce que figurent Fink & Fink chez *Opsariichthys* (1981 : fig. 14), les deux premiers centra sont raccourcis, du moins chez l'adulte (obs. pers.).

69) Voir caractère 66.

70) Caractère siluriforme.

71) Chez les Characiformes, le 3e arc neural présente un processus allongé antéro-dorsal appelé processus transverse.

Aucune des formes fossiles considérées, à l'exception de *Salminops* (Gayet, 1985d : fig. 3) ne présente ce processus transverse.

72) Chez les Characiphysi, la partie dorsale du 3e arc neural est plus proche du crâne que chez les autres Ostariophysi. Comme le signalent les auteurs (p. 329) ce caractère est directement lié au raccourcissement des vertèbres antérieures.

73) Chez les Characiphysi, la partie dorsale du 3e arc neural présente un bord antérieur court, distinct, positionné verticalement. Non seulement ce bord est « petit ou absent chez les Characiformes » comme le signalent Fink & Fink (p. 329) mais il est loin d'être présent chez tous les Siluriformes (Chardon, 1968).

74) Caractère siluriforme.

75) Chez les Characiphysi, l'épine supposée du 3e arc neural s'étend antéro-dorsalement à partir de l'arc, latéralement au supraneural modifié. Ce caractère n'est pas valable chez tous les Characiphysi (cas de *Xenocharax* : Fink & Fink, fig. 15 ; *Hepsetus* et *Ctenolucius* : Roberts, 1969 : fig. 38 et 42) où l'on retrouve un schéma identique à celui des Cypriniformes. Ce caractère est présent chez *Salminops* (Gayet, 1985d : fig. 3).

76) Caractère siluriforme.

Source : MNHN, Paris

77) Chez les Characiphysi, le 5e arc est fusionné au centrum correspondant. Les auteurs eux-mêmes (p. 330) signalent de nombreuses apparitions indépendantes dans des groupes non-characiphysi. Par ailleurs, les fossiles *Salmnops* et *Eurocharax* (Gayet, 1985d : fig. 8 et 9), Characiformes vrais, ne possèdent pas cette fusion. En conséquence, ce caractère ne semble pas présenter une quelconque valeur phylogénétique, du moins à ce niveau.

78) Rétrécissement, chez les Otophysi, des 4 premiers centra, contrairement aux Gonorhynchiformes et aux autres Téléostéens primitifs, où seuls, le premier ou les deux premiers centra sont à peine plus courts que les suivants.

Or, ce caractère me paraît très irrégulièrement répartí ; chez *Chanos* (Fink & Fink : fig. 6) et *Gonorhynchus* (Monod, 1963 : fig. 53) il n'y a une réduction très légère que du premier centrum. Chez *Kneria* et *Parakneria* (Lenglet, 1974 : fig. 17), comme chez certains Cypriniformes comme *Opsariichthys, Tinca* et *Barbus* (obs. pers.), seuls les deux premiers centra sont nettement (et non légèrement) réduits. Enfin, chez certains Characiformes, *Ctenolucius, Hoplias* et *Salminus* (Roberts, 1969 : fig. 41, 43 et 45), la différence de longueur entre les 4 premiers centra par rapport aux suivants (à l'exception du premier) est vraiment très faible pour ne pas dire inexistante.

Judeichthys ne semble pas présenter un quelconque rétrécissement des pemiers centra. Chez *Ramallichthys*, les deux premiers centra sont très légèrement raccourcis. Par contre, tant chez *Lusitanichthys* (Gayet, 1981a : fig. 11) que chez *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 14), le troisième centrum, et lui seul, est nettement plus étroit que les autres.

79) Chez les Characiphysi, les 3 premiers centra antérieurs sont rétrécis. Non seulement cela n'est pas toujours vrai (cf. caractère précédent) mais incontrôlable chez les Siluroidei où les centra antérieurs 2, 3 et 4 sont soudés entre eux et ce, dès la première apparition (connue) des fossiles de ce groupe (obs. pers.). Notons que les Characiformes cités dans le paragraphe précédent sont considérès par Roberts (1969) comme des formes primitives au sein de l'ordre, et que, par conséquent, ce caractère a pu apparaître seulement au cours de l'évolution des Characiformes.

80) Caractère siluriforme.

81) Chez les Otophysi, les deux parapophyses antérieures, quand elles existent, sont fusionnées aux centra. Étant donné le nombre d'apparitions de ce caractère hors des Otophysi, dont certaines citées par les auteurs eux-mêmes et entre autres chez les Gonorhynchoïdei, ce caractère ne me semble pas devoir être considéré comme une synapomorphie de ce groupe.

Ce caractère n'a pu être observé ni chez *Ramallichthys* ni chez *Judeichthys*. Par contre, les parapophyses sont présentes, fusionnées au centrum correspondant, chez *Chanoides* et autogènes (au moins pour le premier centrum) chez *Lusitanichthys*.

82) Chez les Characiphysi, aucune parapophyse fusionnée ou autogène n'est présente sur le premier centrum, alors qu'elles sont présentes chez la plupart des Téléostéens primitifs, chez les Gonorhynchiformes et chez les Cypriniformes. Or, Fink & Fink signalent (caractère 97 : 334) que certains Cypriniformes dont *Cyprinus*, quelques Catostomidae et des Homalopteridae n'ont pas de parapophyses à leur premier centrum.

83) Caractère siluriforme.

84) Chez les Cypriniformes, le processus latéral du second centrum est allongé, se projetant loin en avant à l'intérieur de la musculature somatique alors que chez les autres Ostariophysi, quand il est présent, il est court. La représentation des appareils de Weber par Roberts (1969) d'*Hepsetus* (fig. 39) et d'*Acestrorhynchus* (fig. 47) montre chez ces deux genres, des processus latéraux du second centrum qui sont très longs.

Il n'a pas été possible de savoir si ce caractère était présent ou non chez *Ramallichthys* ou chez *Judeichthys*, ni comment se présentaient ces processus chez *Lusitanichthys*. Chez *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 14), ils sont relativement courts.

85) Voir caractère 66.

86) Chez les Characiphysi, la partie parapophysaire du tripus est attachée au centrum par une fine lamelle tandis que chez les Cypriniformes, la parapophyse de la 3e vertèbre est autogène.

Source : MNHN, Paris

D'après Patterson, chez *Chanoides*, le tripus serait attaché par une fine lamelle osseuse soudée. Il n'a pas été possible d'observer ce caractère ni chez *Lusitanichthys* ni chez *Salminops*.

87) Caractère siluriforme.

88) Cf. caractère 66.

89 à 94) Caractères siluriformes.

8. — Ceinture pectorale.

95) Caractère siluriforme.

96) Gonorhynchiformes et Cypriniformes présentent une réduction du nombre de postcleithra et ce, dès leur apparition puisque *Aethalionopsis* n'en présente aucun (Taverne, 1981 : 967). (Ce caractère n'est pas connu chez *Rubiesichthys*, Wenz, 1984). Chez les Characiformes généralisés, on observe 3 postcleithra, de même que chez *Lusitanichthys* (Gayet, 1981a : fig. 13) et chez *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 2). *Ramallichthys* (fig. 41) et *Judeichthys* (Gayet, 1985b : fig. 6) n'en possèdent qu'un seul.

97) Chez les Characiphysi, les ligaments de Baudelot s'attachent directement sur le crâne et non sur les apophyses du premier centrum comme chez les Cypriniformes. Si, comme le signalent les auteurs (p. 335), certains Cypriniformes dont les apophyses du premier centrum sont absentes, présentent la même attache des ligaments de Baudelot sur le crâne, cela signifie que ce caractère n'a pas de valeur en tant que synapomorphie des Characiphysi, mais il est simplement lié à la perte des apophyses du premier centrum. Par ailleurs, la comparaison avec les Siluroidei me semble un peu hasardeuse.

Ce caractère n'a pas pu être observé chez les formes fossiles.

98 et 99) Caractères siluroidei et gymnotoidei.

9. — Nageoires pectorales.

100 et 101) Caractères siluriformes.

10. — Ceinture et nageoires pelviennes.

102) Os pelviens bifurqués antérieurement. En fait, la plupart des Characiformes, à l'exception de certains Characiformes africains spécialisés (Roberts, 1973 : 386), ne présentent pas cette bifurcation. Par ailleurs, certains Clupéiformes (*Alosa*) en ont une. Les os pelviens de *Ramallichthys, Judeichthys, Lusitanichthys* et *Chanoides* ne sont pas bifurqués. Contrairement à ce que j'avais supposé en 1982d (p. 45), la gouttière située le long du bourrelet médian de l'os pelvien de *Ramallichthys* ne doit pas être considérée comme l'amorce d'une bifurcation.

103) Caractère gymnotoidei.

11. — Nageoires dorsale, anale et caudale.

104 à 109) Caractères Gymnotoidei et siluriformes.

110) Chez les Otophysi, il y a fusion de certains éléments caudaux (*PU1, U1, U2* et *Un*) en un complexe terminal. Puisque ce complexe terminal peut être observé, non seulement chez certains Clupeomorpha, mais au sein même des Ostariophysi chez des Chanoidei et chez des Gonorhynchoidei (Fink, Greenwood & Fink, 1984 : 1037), pourquoi Fink & Fink (1981) le considèrent-ils comme une synapomorphie des Otophysi ?

Source : MNHN, Paris

111) Chez les Ostariophysi, il y a fusion de toutes les épines hémales antérieures à la vertèbre préurale 2 et ce, depuis le stade juvénile, au centrum correspondant.

Ce caractère n'existe pas chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys* où toutes les épines hémales sont autogènes, ce qui visiblement doit correspondre à un stade plésiomorphe. Une même observation a été faite chez *Lusitanichthys*. Chez *Chanoides*, toutes les épines hémales antérieures à la vertèbre préurale 3 comprise sont fusionnées au centrum correspondant. Chez *Salminops* (Gayet, 1985b) les 3 dernières épines hémales sont soudées. Il est possible que la 4e, 5e et 6e le soient aussi mais le caractère n'est pas observable à ce niveau. La 7e est autogène.

112) Chez les Characiphysi, « l'épine hémale de la vertèbre préurale 1, le parahypural et l'hypural 1 sont fusionnés au centrum terminal à certains stades de développement ». J'avais supposé chez Fink & Fink une erreur typographique ; puisque l'épine hémale de la vertèbre préurale 1 est synonyme de parahypural, ces auteurs devaient parler de l'épine hémale de la vertèbre préurale 2 (et non 1). Or, après avoir eu connaissance de mon manuscrit (Gayet, sous presse), transmis à mon insu par la revue *Copeia*, Fink, Greenwood & Fink ont corrigé ce caractère (1984 : 1041) comme suit : « l'épine hémale de *PU1*, le parahypural et l'hypural 1 sont fusionnés à leur centrum respectif. L'épine hémale de *PU1* n'est pas fusionnée au centrum composé mais à *PU1* (comme illustré par Fink & Fink, fig. 23) ». Je comprends mal cette correction puisque *PU1* appartient au centrum terminal et que l'épine hémale de *PU1* (= le parhypural) est fusionnée au centrum terminal.

Chez *Ramallichthys, Judeichthys, Chanoides* et *Lusitanichthys* (fig. 49), l'épine hémale de la vertèbre préurale 2 est autogène ainsi que le parhypural et l'hypural 1. Chez *Salminops*, cette épine hémale est soudée ainsi que le parhypural.

113) Chez les Characiformes adultes, l'hypural 1 est séparé du centrum terminal par un hiatus. Ce caractère est cependant présent chez certains Clupéiformes et surtout chez de nombreux Gonorhynchiformes : *Kneria, Parakneria, Phractolaemus* (Rosen & Greenwood, 1970), *Cromeria* (Lenglet, 1974). Chez *Chanos*, il peut être légèrement décroché (Lenglet, 1974 ; Patterson, 1984b).

Chez *Lusitanichthys* (fig. 49), le premier hypural est simplement articulé, chez *Chanoides*, comme chez *Salminops* (Gayet, 1985d : fig. 11), il est décroché.

114) Chez les Otophysi, l'hypural 2 est fusionné au centrum terminal. Or, ce caractère est également présent chez *Gonorhynchus, Charitosomus* (Patterson, 1970 : fig. 45), *Cromeria* et quelques espèces de *Grasseichthys* (Rosen & Greenwood, 1970, fig. 11), comme le rappellent Fink, Greenwood & Fink (1984 : 1037) démontrant de ce fait que ce caractère est équivoque quant aux relations phylogénétiques de *Ramallichthys* (entre Cypriniformes et Gonorhynchiformes). Pourquoi, dans ces conditions, les auteurs considèrent-ils ce caractère comme une synapomorphie des Otophysi ?

115) Chez les Gonorhynchiformes, les Cypriniformes et les Siluriformes, il y a réduction du nombre d'épuraux. En fait, si les Cypriniformes ne semblent jamais présenter plus d'un épural (l'espèce *Barbus kersteni* figurée par Rosen & Greenwood en 1970 semble être une exception sans valeur phylogénétique puisque toutes les autres espèces de *Barbus* n'ont qu'un seul épural). La réduction du nombre d'épuraux de 3 à 1 est observable chez les différents Gonorhynchiformes : *Aethalionopsis* en possède 3 (Taverne, 1981), *Rubiesichthys* (Wenz, 1984), *Parakneria* (Lenglet, 1974), *Tharrias* (Patterson, 1975a) et *Grasseichthys* (Rosen & Greenwood, 1970) n'en ont que deux, *Kneria* (Lenglet, 1974) et *Gonorhynchus*, un seul.

Chez les Téléostéens primitifs et chez les Characiformes, on dénombre typiquement 3 épuraux. Seuls quelques Hemiodontidae, quelques Parodontidae (Roberts, 1974) et quelques Distichodontidae (Vari, 1979) semblent ne posséder que deux épuraux seulement, jamais un seul.

Lusitanichthys (fig. 49) et *Chanoides* (Patterson, 1984a : fig. 17) ont 3 épuraux, *Ramallichthys* (fig. 37) et *Judeichthys* (Gayet, 1985b : fig. 7) ; *Charitosomus* (Patterson, 1970 : fig. 45) et *Notogoneus* (Gayet, mém. en préparation) n'en ont qu'un seul.

116) Caractère siluriforme.

Source : MNHN, Paris

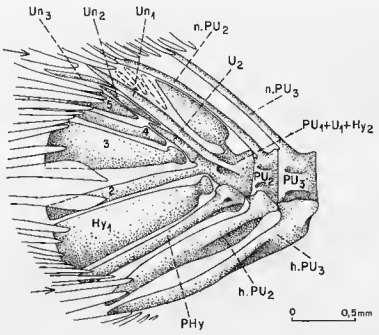


FIG. 49. — Vue latérale droite du squelette caudal de *Lusitanichthys characiformis* Gayet (individu IST-577).

12. — CARACTÈRES DIVERS.

117) Substances d'alarme dans l'épiderme chez tous les Ostariophysi. Fink & Fink estiment que les Ostariophysi qui ne possèdent pas ce caractère l'ont perdu. A noter que les Gymnotoidei n'en possèdent pas non plus.

118) Présence de tubercules nuptiaux à chapeau kératinisé chez tous les Ostariophysi. Fink & Fink signalent eux-mêmes (p. 342) que ces tubercules ne sont pas connus, loin de là, chez tous les Ostariophysi. Ils sont connus chez quelques Gonorhynchiformes, de nombreux Cypriniformes et peu de Characiformes ainsi que chez quelques Siluroidei. Les Gymnotoidei n'ont pas de tubercules.

119 à 122) Caractères siluriformes ou gymnotoidei.

123) Chez la plupart des Otophysi, les voies olfactives sont longues et les lobes olfactifs ne sont pas adjacents au télencéphalon. Considérer que les voies olfactives courtes de la plupart des Characiformes et des Gymnotoides sont secondairement apparues, me semble pour le moins aléatoire et sans fondement valable.

124) Caractère siluriforme.

125) La nageoire adipeuse est absente chez les Gonorhynchiformes, les Cypriniformes et les Gymnotoidei ; cette nageoire est présente chez la plupart des Characiformes et des Siluriformes. Pour Rosen (1973 : 433) la nageoire adipeuse est présente chez les membres généralisés des Euteleostéens. Or, il me semble important de remarquer que tant chez les Gonorhynchiformes que chez les Cypriniformes, l'absence de nageoire adipeuse ne souffre d'aucune exception, et ce, dès l'apparition de ces deux ordres. Cette disparition ne peut pas être imputée à un développement vers l'arrière de la nageoire dorsale comme chez les Gymnotoidei où l'on constate que cette disparition va de pair avec une spécialisation caractérisée par la disparition des nageoires pelviennes, des rayons de la nageoire dorsale et parfois même de la caudale. La disparition de la nageoire adipeuse chez les Gymnotoidei ne présente pas, à mon avis, la même valeur phylogénétique que chez les Gonorhynchiformes et/ou chez les Cypriniformes. Chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys*, il n'y a pas de nageoire adipeuse ; chez *Lusitanichthys*

Source : MNHN, Paris

et chez *Salminops*, la gangue insuffisamment fine ne permet pas de s'assurer de la présence ou de l'absence de cet organe. Patterson ne mentionne pas de nageoire adipeuse chez *Chanoides*.

126) Chez les Otophysi, on note la présence d'une extension postéro-médiale du système lymphatique de l'oreille appelée *sinus impar*, non homologue de la connexion otophysaire des autres Téléostéens primitifs. Étant donné que ce *sinus impar* communique à l'oreille les vibrations de la vessie natatoire transmises par l'appareil de Weber, il paraît être une conséquence ou une cause de cet appareil et non une synapomorphie en tant que telle.

Tous les caractères (117 à 126, à l'exception dans certains cas du caractère 125) ne sont pas accessibles chez les formes fossiles.

127) Chez les Ostariophysi le muscle *adductor mandibulae* a une division ventrale superficielle, observable chez les fossiles par la zone d'insertion du faisceau A1 (fig. 12). Celle-ci a pu être observée chez *Ramallichthys* seulement.

II. — CONCLUSION À CETTE ANALYSE

A) La monophylie des Characiformes repose donc sur 5 caractères (parmi ceux observables chez les formes fossiles) ; ce sont :

— Le caractère 12 : ouverture dorso-médiale de la fosse posttemporale.
— Le caractère 15 : développement particulier de la capsule lagénaire.
— Le caractère 43 : dents de la rangée externe du maxillaire et quelquefois du prémaxillaire, remplacées par des dents formées dans des cryptes de l'os.
— Le caractère 71 : présence d'un processus transverse au 3e arc neural.
— Le caractère 113 : présence d'un hiatus à la base proximale du premier hypural décroché.

Les caractères 9 (foramen ptérotique) et 44 (dents multicuspides) sont rejetés (ce dernier n'apparaît qu'à certains niveaux dans cet ordre).

B) La monophylie des Cypriniformes repose sur les caractéres suivants (parmi ceux observables chez les formes fossiles) :

— Le caractère 1 : présence d'un kinethmoïde.
— Le caractère 4 : présence d'un pré-ethmoïde entre le vomer et le mésethmoïde, doit être limité exclusivement selon Fink, Greenwood & Fink (1984 : 1040) en articulation étroite de ce pré-ethmoïde entre le vomer et le mésethmoïde (Gayet, sous presse).
— Le caractère 21 : présence d'un processus dorso-médial du palatin qui vient buter contre le mésethmoïde.
— Le caractère 22 : articulation du palatin dans une facette de l'entoptérygoïde.
— Le caractère 52 : élargissement et extension plus postérieurs du 5e cératobranchial, non observés chez aucune des formes fossiles (sauf peut-être *Chanoides*).
— Le caractère 53 : dents de ce 5e cératobranchial soudées à l'os.

Les caractères 25, 37 et 84 ne sont pas des synapomorphies des Cypriniformes.

C) Les caractères supportant la monophylie des Gonorhynchiformes ne semblent pas, en revanche, trés valables ; ce sont :

— Le caractère 6 : absence de l'orbitosphénoïde. Ce caractère apparaît dans d'autres groupes comme les Pattersonichthyiformes (Gaudant, 1976 : 1629 ; 1978).
— Le caractère 10 : la réduction des pariétaux est également observée chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys*, mais absente chez *Aethalionopsis*.

Source : MNHN, Paris

— Le caractère 29 : l'allongement du suspensorium, est plus ou moins bien marqué chez les différents Gonorhynchiformes et semble apparaître indépendamment chez les Chanoidei et chez les Gonorhynchoidei.

Les caractères 38 (prémaxillaires plats et fins), et 65 (agrandissement particulier du premier arc neural) ne sont pas valables soit parce qu'ils présentent trop d'exceptions chez les Gonorhynchiformes, soit parce qu'on les retrouve également chez d'autres Ostariophysi.

La monophylie des Gonorhynchiformes serait donc basée sur un seul caractère :

— La réduction des pariétaux.

On peut se demander quelle est la réalité de la monophylie des Gonorbynchiformes. Howes (comm. pers. et 1985) estime qu'il n'a pas trouvé de synapomorphie valable pour unir *Chanos* aux autres Gonorhynchiformes. Pasleau (1974) avait déjà noté des différences notables entre les musculatures céphaliques de *Chanos* et de *Gonorhynchus*. Chardon et Taverne (*in litt.*) ont la même opinion. D'après McAllister (1968 : 46), les Gonorhynchidae ont 4 rayons branchiostèges fixés à l'épihyal alors que les Chanidae n'en n'ont que deux. Les premiers présentent projections clupéoïdes et rides que ne possèdent pas les seconds. Par ailleurs, l'interhyal est absent chez les Chanidae. Notons également que les Chanoidei présentent des épipleuraux et des épineuraux simples non bifurqués et ce, dès les plus anciennes formes alors que les Gonorhynchoidei ont une série d'épipleuraux et d'épineuraux bifurqués ainsi qu'une série d'épicentraux.

Il est un fait notable également, à savoir que toutes les formes fossiles de Gonorhynchiformes trouvées à ce jour, sont toujours soit franchement des Gonorhynchoidei, soit franchement des Chanoidei ; aucune forme intermédiaire n'a été trouvée, et ce, quel que soit l'âge considéré.

D) Les caractères qui supportent la monophylie des Characiphysi, parmi ceux observables chez les formes fossiles, sont :

— Caractère 2 : articulation du vomer postérieurement au mésethmoïde.

— Caractère 3 : présence d'un processus antéro-ventral du mésethmoïde articulé directement avec le prémaxillaire. On peut se demander cependant comment des formes telles que *Anisistia* (Alexander, 1965) ou *Bivibranchia* (Gery, 1962) à mâchoire protractile, peuvent dériver de formes à prémaxillaire fixe.

— Caractère 61 : absence apparente du second supraneural.

— Caractère 79 : trois premières vertèbres antérieures plus courtes, mais surtout une première vertèbre plate.

— Caractère 86 : fusion de la partie parapophysaire du tripus, par l'intermédiaire d'une lamelle, au centrum correspondant.

— Caractère 112 : fusion à certains stades de développement de l'épine hémale de la vertèbre préurale 2, du parhypural et de l'hypural 1, au centrum terminal.

Les caractères 62 (articulation du supraneural avec le crâne, 68 (scaphium développé en avant du centrum), 72 (3e arc plus proche du neurocrâne), sont liés au raccourcissement des vertèbres. Le caractère 75 (position antéro-dorsale de l'homologue de la 3e épine neurale latérale à l'unique supraneural) n'est valable que chez certains Characiformes ; le caractère 97 (ligaments de Beaudelot attachés au crâne) me paraît aléatoire.

E) Les caractères qui peuvent supporter la monophylie des Otophysi (parmi ceux observables chez les formes fossiles) seraient :

— Le caractère 66, auquel on adjoint les caractères 60, 69, 78, 85, 88 et 126, correspondant à la transformation des éléments vertébraux antérieurs en un appareil de Weber.

— Les caractères 30 (métaptérygoïde en X), 59 (absence du second supraneural), 81 (parapophyses antérieures fusionnées au centra), 102 (os pelviens bifurqués), 110 (complexe terminal), 114 (fusion hypural 2-centrum terminal) sont refusés.

Source : MNHN, Paris

En conclusion, la monophylie des Otophysi repose sur un seul caractère :

— La transformation des éléments vertébraux antérieurs en un appareil de Weber.

F) Les caractères qui pourraient supporter la monophylie des Ostariophysi, parmi ceux observables chez les fossiles, seraient :

— Le caractère 7 : absence de basisphénoïde, ne semble effectif que chez les adultes (à l'exception de *Chanos*) et a été observé chez les 4 formes fossiles considérées dans ce travail.

— Le caractère 20 : absence de dermopalatin.

— Le caractère 41 : absence de supramaxillaire, ne souffre d'aucune exception chez les Gonorhynchiformes dont *Judeichthys*, les Cypriniformes et chez *Ramallichthys*. Des exceptions ont été signalées chez des Characiformes seulement. *Chanoides* et *Lusitanichthys* en possèdent respectivement 1 et 2. Étant donné le maintien chez les Characiformes, d'un grand nombre de caractères plésiomorphes, on peut se demander si la présence de supramaxillaires chez certains Characiformes est vraiment secondaire et ne correspond pas au maintien d'un caractère ancestral. Nous avons vu lors de l'analyse que Fink, Greenwood & Fink ne conservent pas ce caractère en tant que synapomorphie des Ostariophysi puisque présent chez *Chanoides*.

— Le caractère 56 : correspondant à l'attache de la vessie natatoire aux 2 côtes pleurales antérieures (3e et 4e). L'attache en elle-même n'est pas observable chez les fossiles mais la modification de la première côte pleurale chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys* (Gayet, 1985b), ou des deux premières chez *Chanoides* (Patterson, 1984b) et chez *Lusitanichthys* (Gayet, 1981a, 1985d) comme chez les Ostariophysi, laisse supposer cette attache. Elle est donc directement liée à la modification des deux côtes pleurales (ou *vice versa*).

— Le caractère 58 : absence du supraneural antérieur à la première vertèbre, doit être modifié. Il est présent chez les Gonorhynchiformes fossiles (*Charitosomus*) et chez les Siluriformes primitifs (*Diplomystes*), cela pourrait signifier qu'une même tendance existe au niveau de tous les Ostariophysi, mais ce caractère n'apparaîtrait pas dans toutes les lignées en même temps.

— Le caractère 63 : développement des portions dorso-médiales des arcs neuraux antérieurs en contact l'un de l'autre, supposé présent chez les formes fossiles, en raison du développement de ces arcs, plutôt que réellement observé.

— Le caractère 64 : absence d'un arc neural autogène en avant de la première vertèbre, également observé chez les formes fossiles considérées.

— Le caractère 111 : correspondant à la fusion des épines hémales antérieures à la vertèbre préurale 2. Étant donné que *Lusitanichthys* et *Salminops* (Gayet, 1985d), formes reliées aux Otophysi, ne possèdent pas ce caractère, cela signifie que ce dernier est apparu au cours des temps dans les différentes lignées. Il n'a aucune valeur en tant que synapomorphie de ce groupe et se doit d'être supprimé.

— Le caractère 127 : la division ventrale superficielle du muscle *adductor mandibulae* est effectivement présente chez tous les Ostariophysi (Vanderwalle, comm. pers.). Si ce muscle n'est pas observable chez les fossiles, on peut cependant noter sa zone d'insertion.

A ces caractères, il faudrait ajouter, groupés :

— Les caractères 47 à 50 qui pourraient représenter une tendance à la réduction générale des dents pharyngiennes.

— L'absence de dents aux mâchoires. En effet, aucun Gonorhynchiforme, ni aucun Cypriniforme ne possède de dents aux mâchoires, et ce, dès leur apparition, de même que les formes fossiles telles que *Chanoides* et *Lusitanichthys*. Par conséquent, si on regarde les relations phylogénétiques proposées par Fink & Fink, il apparaît plus simple de présenter ce caractère comme synapomorphie des Ostariophysi et apparition de dents (unicuspides) chez les Characiphysi, puis multicuspides chez certains Characiformes (Roberts, 1969).

G) Enfin certains caractères sont observés dans 2 ou 3 lignées d'Ostariophysi n'appartenant pas à un groupe monophylétique, et jamais retrouvés dans les autres lignées :

Source : MNHN, Paris

— Le caractère 40 : présence de barbillons observée chez de nombreux Cypriniformes, chez tous les Siluriformes et peut-être chez *Chanoides*.

— Le caractère 96 : réduction du nombre de postcleithra à 1 ou 0, observé chez les Gonorhynchiformes, les Cypriniformes, les Siluriformes, *Ramallichthys* et *Judeichthys*. Les Characiformes en possèdent le plus souvent 3.

— Le caractère 115 : réduction du nombre d'épuraux de 3 à 1, observable chez les Gonorhynchiformes, les Cypriniformes, *Ramallichthys* et *Judeichthys*. Les Characiformes peuvent n'en posséder que 2 mais jamais un seul. Notons que les Gonorhynchoidei n'en possèdent jamais plus d'un tandis que la régression est progressive chez les Chanoidei.

— Le caractère 116 : présence d'épines dentelées aux nageoires chez certains Cypriniformes (nageoire dorsale), Siluriformes (nageoires dorsale et pectorale) et chez *Ramallichthys* (nageoires pelviennes).

— Le caractère 125 : perte de la nageoire adipeuse (sans modification des nageoires dorsale et caudale) chez les Gonorhynchiformes et chez les Cypriniformes (quelques cas d'absence ont pu être remarqués chez certains Characiformes).

A ces caractères proposés par Fink & Fink, on peut ajouter :

— La réduction du nombre d'infraorbitaux (5 à 4) observable chez les Gonorhynchiformes, à l'exception des plus anciens *Rubiesichthys* et *Aethalionopsis*, et de *Gonorhynchus* (bien que chez ce dernier, ils soient extrêmement modifiés), chez les Cypriniformes, chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys*.

— L'absence de contact entre le dermosphénotique et le supraorbitaire, observée, chez les fossiles, uniquement chez *Ramallichthys*.

Enfin, un caractère (n° 25) se retrouve uniquement chez les Gonorhynchoidei et chez les Cypriniformes, c'est :

— La tendance à la réduction de la branche antérieure de l'ectoptérygoïde, observée également chez *Ramallichthys* et chez *Judeichthys*.

III. — REMARQUES RELATIVES AU GENRE *CHANOIDES*

A) Analyse des caractères utilisés par Patterson (1984a).

Patterson (1984a) a étudié les relations phylogénétiques de *Chanoides* de l'Éocène du Monte Bolca. En raison de l'analyse qui précède, quelques remarques sont cependant nécessaires.

Mis à part le caractère 41 de Fink & Fink maintenant rejeté, relatif à l'absence de supramaxillaire (*Chanoides* en possède 1), ce genre possède toutes les synapomorphies qui, d'après ces auteurs, caractérisent les Ostariophysi. Mais comme le fait justement remarquer Patterson, aucun de ces caractères n'est unique pour ce super ordre, et l'intégration de *Chanoides* au sein des Ostariophysi est effectivement basée sur ses caractères otophysi.

Au niveau des Otophysi, *Chanoides* présente 7 synapomorphies : 6 d'entre elles correspondent à l'appareil de Weber. La 7e, fusion de l'hypural 2 au complexe terminal (ici complexe subterminal) n'est pas unique aux Otophysi puisqu'on retrouve ce caractère chez les Gonorhynchiformes et chez certains Clupéiformes.

Chanoides ne possède pas le caractère fusion de la seconde vertèbre urale au complexe terminal (*PU1* + *U1*). Il se rapproche pour ce caractère de *Lusitanichthys* (fig. 48) et de *Salminops* (Gayet, 1985d : fig. 11). Chez *Chanoides* comme chez *Salminops*, cette seconde vertèbre urale est accolée à la base du 3e hypural seulement (sans être fusionnée). Chez *Lusitanichthys*, elle semble accolée aux hypuraux 3 et 4. Chez certains Otophysi, cette vertèbre se soude ensuite à la base du 3e hypural plutôt qu'au complexe terminal. Fink & Fink (1981 : 339) estiment que la fusion de la vertèbre urale 2 à l'hypural 3

Source : MNHN, Paris

plutôt qu'au complexe terminal est un caractère dérivé pour certains groupes d'Otophysi plutôt que primitif « comme le suggèrent Lundberg & Baskin (1969) ». Pourquoi vouloir faire de cette fusion (*U2/Hy3*) un caractère apomorphe ou plésiomorphe *par rapport* à la fusion *U2/comp.term.*? Ces deux fusions peuvent parfaitement correspondre à deux évolutions séparées par rapport au stade plésiomorphe schématisé par la vertèbre urale 2 libre comme chez *Chanoides*, *Lusitanichthys* et *Salminops*. Reste à savoir si la présence de cette vertèbre urale 2, libre chez certains Siluriformes, correspond au maintien d'un caractère ancestral ou au contraire, comme le pensent Lundberg & Baskin, si le potentiel pour un redéveloppement indépendant n'est pas perdu.

Au niveau Cypriniformes, *Chanoides* posséderait un « kinethmoïde » et un rapport entoptérygoïde/palatin qui pourrait annoncer une articulation entre ces deux os. Il ne posséderait pas, d'après Patterson, toutes les autres synapomorphies des Cypriniformes. Examinons ces caractères.

Patterson estime tout d'abord que le kinethmoïde de *Chanoides* n'est pas l'homologue de celui des Cypriniformes parce que cet os ne possède pas tous les reliefs associés à l'attache des ligaments, parce que les prémaxillaires auxquels ils doivent être attachés ne présentent pas de processus ascendants et parce qu'il peut difficilement y avoir un mouvement de rotation durant l'ouverture de la bouche. Effectivement, ce kinethmoïde paraît être situé trop en arrière, sous la pointe du mésethmoïde et donc trop éloigné des prémaxillaires pour pouvoir être fonctionnel. Par contre, si les prémaxillaires de *Chanoides* n'ont pas de processus ascendants, ils présentent cependant une protubérance arrondie sur laquelle pourrait venir s'insérer les dits ligaments ; quant à la première explication, elle ne me paraît pas du tout valable, dans la mesure où les reliefs ne sont pas obligatoirement liés à l'attache de ligaments. Enfin, tant les ethmo-palatins que le kinethmoïde sont des os difficiles à observer surtout vue la conservation des spécimens du Monte Bolca et on peut se demander, si chez les deux seuls individus où le kinethmoïde est visible, il ne manque pas un 4e élément en tube. La forme du « kinethmoïde » est vraiment très proche, pour ne pas dire identique, à celle des ethmo-palatins et on comprendrait mieux une situation comme celle de *Catostomus* avec deux ethmo-palatins (= kinethmoïde de Patterson) et deux prépalatins (= ethmo-palatins de Patterson). Ces deux os s'articuleraient par leur partie antérieure aux deux processus du maxillaire, alors qu'actuellement, on voit assez mal l'utilisation du condyle dorso-médial du maxillaire chez *Chanoides* tel que l'a représentée Patterson (fig. 10A).

Par contre, si cet os est vraiment unique à l'avant du museau et même s'il n'est pas tout à fait conforme (ou fonctionnel) au kinethmoïde des Cypriniformes, il me paraît difficile de ne pas le considérer comme tel (ou dans la voie de devenir un vrai kinethmoïde). Ayons l'honnêteté de reconnaître que si *Chanoides* avait possédé toutes les autres synapomorphies des Cypriniformes, ni Patterson, ni aucun autre scientifique n'aurait essayé de démontrer la non homologie de cet os avec le kinethmoïde des représentants de cet ordre.

— Le second caractère concerne le rapport entre le palatin et l'entoptérygoïde. Une articulation entre ces deux os, comme celle que l'on peut observer chez les Cypriniformes, n'est possible que si ces deux os sont libérés par l'ectoptérygoïde ; or, ce n'est pas le cas ici, l'ectoptérygoïde étant largement développé sous le palatin. Néanmoins, force est de constater que le contact entre ces deux os ne correspond pas au schéma plésiomorphe. Rappelons qu'un même contact a été observé chez *Ramallichthys* (fig. 25) avec également un processus entoptérygoïdien dirigé vers le haut, lien d'attache probable de ligaments vers l'ethmoïde latéral.

— Patterson signale que le 5e cératobranchial de *Chanoides* est plus large que les autres cératobranchiaux, comme c'est le cas généralement chez les Téléostéens. Même si ce 5e cératobranchial ne présente pas « solidité, courbure marquée et extension dorsale typiques des os pharyngiens cypriniformes », il n'en paraît pas moins totalement atypique par rapport aux Téléostéens non Cypriniformes. Il me semble difficile de refuser tout lien entre un 5e cératobranchial des Cypriniformes et celui de *Chanoides* présenté comme « plus large que les autres », « situé au niveau de l'opercule » et possédant des dents « qui présentent quelquefois des signes d'organisation », même si ces dents ne sont pas fusionnées à l'os (synapomorphie des Cypriniformes actuels d'après Fink & Fink).

— Patterson estime que *Chanoides* ne possède pas le caractère 37 donné par Fink & Fink, qu'il intitule « absence de processus ascendant aux prémaxillaires ». Or, ces auteurs ont donné à ce caractère la définition suivante : « Chez les Cypriniformes, les prémaxillaires s'étendent en un point dorsal posté-

Source : MNHN, Paris

rieur adjacent sur la ligne médiane. Chez les Gonorhynchiformes, les Characiformes et la plupart des autres Téléostéens primitifs, les prémaxillaires s'étendent dorsalement en un point plus latéral par rapport à la ligne médiane ». Il ne s'agit pas de présence ou d'absence de processus ascendants ; lesquels peuvent très bien exister chez certains Characiformes comme *Triportheus* (obs.pers.). Par ailleurs, le prémaxillaire de *Chanoides* tel que l'a représenté Patterson (fig. 7) montre un processus globuleux qui correspond, à mon avis, à un processus ascendant mal individualisé.

— Parmi les caractères Cypriniformes, nous avons vu que l'allongement des processus latéraux du second centrum (caractère 84) existe également chez des Characiformes (Roberts, 1969) et que la réduction des dents pharyngiennes se retrouve non seulement dans toutes les lignes d'Ostariophysi mais également en dehors de ce super ordre. Ce caractère peut donc avoir une signification au niveau général des Ostariophysi (tendance à la réduction générale des dents pharyngiennes) mais ce n'est même pas certain.

— Notons également que *Chanoides* possède peut-être des barbillons comme les Cypriniformes, les Siluriformes et certains Gonorhynchiformes.

— Enfin, *Chanoides* possèderait une seule synapomorphie des Characiphysi, à savoir la forme et l'articulation entre le tripus et son centrum (caractère 86 de Fink & Fink). Notons que Patterson estime que 13 des autres caractères sont « certainement absents » mais il ne semble avoir aucune preuve. La fusion du premier hypural au complexe terminal lors de l'ontogénie peut être présente puisque celle-ci précède le décrochement, chez l'adulte, de cet hypural et la formation d'un hiatus à ce niveau, hiatus que possède *Chanoides*. Cette hypothèse n'est valable que si on considère *a priori* que *Chanoides* est un Characiforme, puisqu'un premier hypural décroché avec hiatus se retrouve chez des Gonorhynchiformes, chez des Clupéiformes et chez des Zéiformes (Gaudant, 1978a), sans, qu'à ma connaissance, ce décrochement ne soit précédé ontogénétiquement par une fusion.

B) Conclusions relatives à *Chanoides*.

Patterson a présenté (1984a : fig. 18) deux hypothèses relatives aux relations phylogénétiques de *Chanoides*. Nous les reproduisons ici pour plus de clarté (fig. 50 = version A ; fig. 51 = version B) ; les numéros des caractères sont ceux utilisés par Patterson. Or, nous savons déjà que certains caractères ont été considérés comme non valables ; ce sont les caractères 7 (forme en X du métaptérygoïde), 9 (os pelviens bifides) et 15 (absence de supramaxillaire). La fusion des arcs neuraux aux centra à partir de la 6e vertèbre, est, comme la fusion des hémapophyses antérieures à la vertèbre préurale 2 (Fink & Fink, 1981 : 339) un caractère qui apparaît dans toutes les lignées au cours des temps et ne peut pas être pris en considération pour les relations phylogénétiques de *Chanoides*.

Par ailleurs, d'autres caractères doivent être modifiés :

1) Les Gonorhynchiformes et les Cypriniformes ne possèdent pas de dents aux mâchoires et ce, dès leur apparition. Pourquoi supposer que ce caractère est apparu indépendamment au cours de chaque lignée ? Nous avons vu, si on accepte les Ostariophysi comme étant un groupe monophylétique, qu'il paraît plus simple, en effet, de considérer l'état sans dent comme plésiomorphe et de faire apparaître les dents (unicuspides) chez les Characiphysi, puis multicuspides chez certains Characiformes.

2) Le caractère 13 est défini par la présence d'un long processus transformateur du tripus. Or, ce tripus correspondrait à la troisième côte pleurale qui se serait raccourcie et modifiée (Rosen & Greenwood, 1970 : fig. 4). Par conséquent, le stade très long (Gonorhynchiformes) est plésiomorphe par rapport à un stade mi-long (Otophysi) lui-même plésiomorphe par rapport à un stade très court (*Chanoides*).

3) Enfin Patterson considère que la disparition de la vertèbre urale 2 libre apparaît deux fois chez les Gonorhynchiformes et chez les Otophysi. Or, les Siluriformes comme *Helegenes* (Lundberg & Baskin, 1969 : fig. 6A) et même *Liobragus* et *Chiloglanis* (*ibid.* : fig. 5A et B), où cette vertèbre est fusionnée aux plaques hypurales supérieures correspondent au schéma d'une vertèbre urale 2 non fusionnée au centrum terminal. Par conséquent, une tendance à l'intégration de cette vertèbre au com-

Source : MNHN, Paris

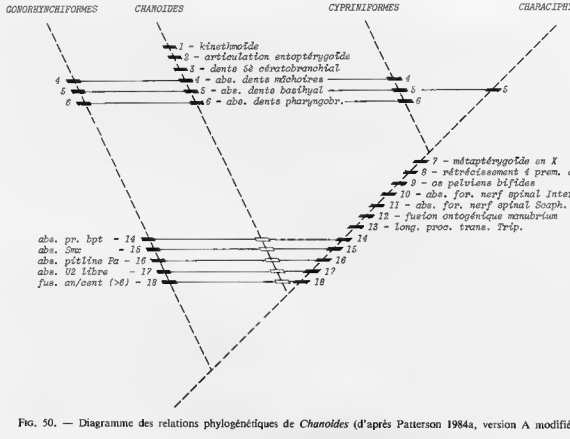


FIG. 50. — Diagramme des relations phylogénétiques de *Chanoides* (d'après Patterson 1984a, version A modifiée).

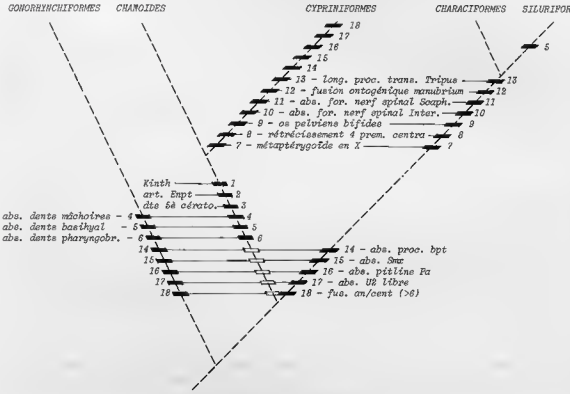


FIG. 51. — Diagramme des relations phylogénétiques de *Chanoides* (d'après Patterson, 1984a, version B modifiée).

Source : MNHN, Paris

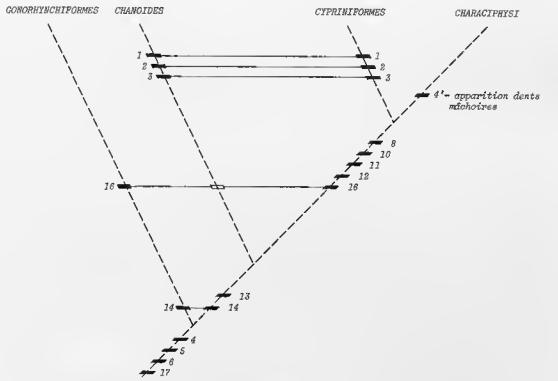


FIG. 52. — Diagramme des relations phylogénétiques de *Chanoides* (version I).

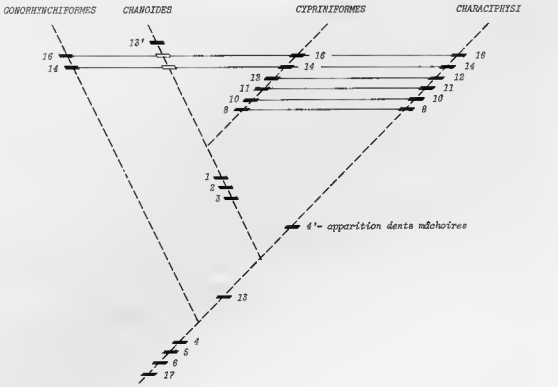


FIG. 53. — Diagramme des relations phylogénétiques de *Chanoides* (version II).

Source : MNHN, Paris

plexe existe indépendamment dans toutes les lignées et a atteint des stades plus ou moins avancés selon la lignée considérée.

Si on reprend les deux versions de Patterson en déplaçant les caractères suivant les remarques faites précédemment, on obtient les schémas suivants (fig. 52 et 53) avec un nombre d'apparition de caractères de 19 pour la version A′ et de 21 pour la version B′. Ici encore, le principe de parcimonie qu'applique Patterson pour choisir entre les versions A et B, ne permet pas de choisir valablement. Il suffirait de supprimer un seul caractère comme le 11 par exemple, pour que la tendance s'inverse et que la version B′ devienne moins avantageuse que la version A′. Or, qui peut affirmer que les caractères 10 et 11, définis comme l'absence de foramen au scaphium et à l'intercalarium pour la branche dorsale du nerf spinal, ne sont pas liés, au même titre que les caractères 4, 5 et 6 (réduction des dents, tant sur la mâchoire qu'au niveau des éléments pharyngiens). Caractère unique (4 + 5 + 6) ou caractères séparés (4), (5) et (6), cela ne change rien au cladogramme dans la mesure où ils ont été placés comme synapomorphies des Ostariophysi, mais il n'en est pas de même des caractères 10 et 11, si on veut appliquer le principe de parcimonie. C'est pourquoi j'estime que l'application de ce principe ne donne pas de meilleurs résultats qu'un tirage au sort. Dans le cas qui nous intéresse ici, il me semble impossible de décider valablement des relations phylogénétiques de *Chanoides* au sein des Ostariophysi tels que ceux-ci sont définis.

IV. POSITION DE *RAMALLICHTHYS* AU SEIN DES OSTARIOPHYSI

Ramallichthys possède :

1) En commun avec les Ostariophysi (tels qu'ils sont définis jusqu'à présent) :

— l'absence de basiphénoïde,
— l'absence de dermopalatin,
— la modification de la troisième côte pleurale en rapport avec la vessie natatoire,
— le développement des portions dorso-médiales des arcs neuraux antérieurs,
— l'absence d'un premier arc neural autogène,
— la division du muscle adducteur mandibulaire,
— l'absence de dents aux mâchoires.

2) En commun avec les Gonorhynchiformes (*ibid.*) :

— la réduction des pariétaux.

3) En commun avec les Otophysi (*ibid.*) :

— la tendance à la modification des éléments vertébraux neuraux antérieurs.

4) En commun avec les Cypriniformes (*ibid.*) :

— la présence d'un kinethmoïde,
— la présence d'un pré-ethmoïde,
— la présence d'un processus dorso-médian du palatin,
— la tendance à la formation d'une articulation palatino-entoptérygoïdienne

5) Aucun caractère en commun avec les Characiformes seuls ou avec les Characiphysi.

6) En commun avec les Cypriniformes et avec les Gonorhynchiformes (*ibid.*) :

— la réduction du nombre de postcleithra (également chez les Siluriformes),
— la réduction du nombre d'épuraux,
— la réduction du nombre d'infraorbitaux,
— l'absence de contact entre dermosphénoïde et supraorbitaire.

7) En commun, enfin, avec les Cypriniformes et les Gonorhynchoidei :

— la tendance à la réduction de l'ectoptérygoïde.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

CONCLUSIONS

Décider des relations phylogénétiques de *Ramallichthys* et des autres formes fossiles, au sein ou en dehors des Ostariophysi nécessite bien évidemment que ce super ordre soit lui-même valablement défini. Or, autant les monophylies des Cypriniformes, des Characiformes et des Siluriformes (sans les Gymnotes) me semblent certaines, autant celles des Gonorhynchiformes et des taxa de rang supérieur, y compris les Otophysi, me semblent aléatoires.

Les Otophysi ne sont finalement réunis, d'après notre analyse, que par une seule synapomorphie, l'apparition de l'appareil de Weber que Fink & Fink (1981), Patterson (1984a) et Fink, Greenwood & Fink (1984) estiment totalement formé, et conforme au schéma d'un appareil de Weber actuel, avant la séparation en Cypriniformes, Characiformes et Siluriformes.

Si cet appareil, très compliqué fait entrer en jeu un nombre important d'os, de muscles et de ligaments, il n'est pas le seul appareil à utiliser un nombre aussi important d'éléments osseux, musculeux et ligamentaires pour une même fonction ; tel est le cas d'une mâchoire protractile. Or, bien évidemment, personne n'a jamais utilisé le caractère « mâchoire protractile » pour unir plusieurs taxa de rang supérieur. L'argumentation qui consisterait à dire qu'une bouche protractile se retrouve dans des groupes totalement séparés phylogénétiquement, ce qui ne semble pas être le cas pour l'appareil de Weber, n'a aucune valeur pour justifier parallèlement le lien entre les différents Otophysi ; en effet, les Siluriformes ont été reliés aux Ostariophysi (= Otophysi) *parce qu'*ils possédaient un appareil de Weber et non *parce qu'*ils possédaient d'autres caractères en commun avec les Cypriniformes et les Characiformes. On peut sérieusement se demander si un lien réel existe bien entre les Siluriformes et les autres Otophysi (les Gymnotoidei étant à mon avis reliés aux Characiformes et non aux Siluriformes comme le préconisent Fink & Fink). Le problème à résoudre n'est pas simplement l'apparition de l'appareil de Weber mais le pourquoi de cette apparition. Il est inconcevable de penser que les éléments vertébraux antérieurs se soient aléatoirement modifiés et que la fonction d'un tel appareil soit intervenue après. Il est au contraire très probable, comme l'avait déjà écrit Sagemelh (1885 : 51) que des rapports physiologiques aient été nécessairement présents entre la vessie natatoire et le labyrinthe de l'oreille avant que ne se soit formé l'appareil de Weber. Une action à distance entre ces deux organes n'étant pas pensable, une relation directe était nécessaire d'où une modification des éléments vertèbraux pour transporter les informations acoustiques et hydrostatiques de la vessie à l'oreille. Une première modification a été réalisée au niveau des éléments hémaux, côtes pleurales des 3e et 4e vertèbres, sur lesquelles la tunique péritonéale de la chambre antérieure de la vessie natatoire est attachée (Rosen & Greenwood, 1970), caractère que l'on retrouve sans exception chez tous les Ostariophysi *sensu lato*, quelle que soit la forme de ces 3e et 4e côtes pleurales.

Il n'y a aucune raison de penser, et les fossiles sont là pour témoigner dans ce sens, que la transformation des éléments neuraux encore plus complexe que celle des éléments ventraux, se soit réalisée en une seule fois. D'où, ces appareils dits de Weber, peut-être pas toujours très fonctionnels (Gayet & Chardon, sous presse), que l'on retrouve chez *Ramallichthys, Lusitanichthys, Chanoides* et même chez *Salminops*, mais fonctionnant tous dans le même sens.

Source : MNHN, Paris

Autre conséquence de cette apparition supposée unique de l'appareil de Weber, toutes les synapomorphies de l'un ou de l'autre des trois ordres cités devraient être obligatoirement apparues après la différenciation totale des éléments vertébraux antérieurs. Or, justement, les formes fossiles connues à ce jour, *Ramallichthys, Chanoides, Lusitanichthys* et *Salminops* présentent des synapomorphies des Cypriniformes ou des Characiformes alors même qu'elles ne possèdent pas un appareil de Weber conforme à celui des formes actuelles.

Par conséquent, si les synapomorphies qui caractérisent les différents ordres d'Otophysi sont valables et si elles sont apparues avant la formation de l'appareil de Weber, cela signifie que cet appareil a dû apparaître plusieurs fois ; soit il s'agit d'une simple adaptation d'origine fonctionnelle et elle n'a alors aucun sens au niveau des Otophysi, soit sa formation était déjà inscrite dans le génôme du groupe et son apparition a pu se faire en sautant quelques étapes de l'histoire de la phylogénie de ce groupe.

Patterson (1984a) écrit que puisque *Chanoides* possède un caractère considéré comme une synapomorphie des Characiformes (hiatus au niveau du premier hypural) mais ne présente pas les autres synapomorphies de cet ordre, le dit caractère est forcément non-homologue chez les deux taxa. Je m'oppose à un tel raisonnement, car cela peut signifier également que ce caractère, soit ne représente pas une synapomorphie des Characiformes, soit que *Chanoides* est le groupe frère plésiomorphe des Characiformes. On en revient alors au point précédent, à savoir qui a eu la priorité d'apparition, les synapomorphies définissant la monophylie des trois ordres appartenant aux Otophysi ou l'appareil de Weber ?

Qu'on le veuille ou non, il est quand même curieux de constater que les Characiformes, considérés par Fink & Fink comme partie du groupe frère apomorphe des Cypriniformes, conservent toute une série de caractères primitifs que justement les Cypriniformes et les Gonorhynchoidei ont, soit perdus, soit modifiés et ce, pratiquement dès leur apparition et que conservent au départ de leur lignée les Chanoidei : squelette caudal possédant 3 épuraux et 3 uroneuraux, squelette appendiculaire avec 3 postcleitha, présence d'une nageoire adipeuse, squelette crânial possédant 5 infraorbitaux, un antorbital, un contact dermosphénotique-supraorbital, un orbitosphénoïde non modifié (ultra développé chez les Cypriniformes, disparu chez les Gonorhynchiformes), un ectoptérygoïde non réduit, un supramaxillaire chez certains. Ces Characiformes font-ils vraiment partie du groupe frère apomorphe des Cypriniformes comme le pensent Fink & Fink (1981) ou en sont-ils au contraire, le groupe frère plésiomorphe ?

Il est curieux également de constater que des mêmes tendances ou des mêmes caractères se retrouvent justement chez les Gonorhynchoidei et chez les Cypriniformes : absence de dents aux mâchoires et composition de celles-ci, absence des deux dernières plaques dentées pharyngiennes, réduction de l'ectoptérygoïde et articulation spéciale du palatin, 4 infraorbitaux, un ou zéro postcleithrum, un seul épural et un seul uroneural.

Chacune des formes fossiles considérées a sa spécialité :

— *Ramallichthys* ne présente aucune des synapomorphies, des Characiphysi ou des Characiformes, pas plus que leurs caractères primitifs que nous venons de citer au paragraphe précédent. Pourtant, *Ramallichthys* présente un état d'ensemble plésiomorphe par ses éléments hémaux et neuraux de l'appareil de Weber et ses hémapophyses et arcs neuraux autogénes. Il présente surtout des caractéres cypriniformes et ne ressemble aux Gonorhynchoidei, à l'exception des pariétaux, que pour les caractères que ces derniers possédent en commun avec les Cypriniformes. C'est donc bien aux Cypriniformes qu'il faut le relier.

— *Lusitanichthys*, nettement plus primitif dans son ensemble que les autres formes fossiles, est plus characiforme. Aucun caractère ne permet de le rapprocher des Cypriniformes.

— *Salminops* est également lié exclusivement aux Characiformes.

— *Chanoides* est plus complexe ; notons qu'il a conservé les caractères plésiomorphes que possédent encore les Characiformes mais il ne présente aucune des synapomorphies définissant cet ordre, à l'exception, d'après Patterson, du hiatus au niveau du premier hypural ; or, ce hiatus est présent, entre autre, chez les Clupéiformes et rien ne prouve que chez *Chanoides*, il soit précédé ontogénétiquement par une fusion du premier hypural au centrum terminal. Le supposer est faire de *Chanoides* un Characiforme *a priori* et tient d'un raisonnement circulaire. Par contre, *Chanoides* semble être en voie

Source : MNHN, Paris

d'acquérir des caractères cypriniformes, comme la modification du 5e pharyngobranchial, de l'articulation entoptérygoïde-palatin et peut-être le kinethmoïde. Si les Characiformes représentent comme nous venons de le voir, le groupe frère plésiomorphe des Otophysi (ou des Cypriniformes), il serait alors plus plausible de considérer *Chanoides* comme le groupe frère plésiomorphe des Cypriniformes, l'ensemble des deux taxa étant le groupe frère apomorphe des Characiformes.

Il est certain, et j'en suis consciente, que les données paléontologiques sont incomplètes et que l'absence de fossiles n'est pas une preuve, mais j'estime nécessaire d'attirer l'attention sur le fait que, d'après Fink & Fink, les relations entre Cypriniformes, Characiformes et Siluriformes reposent sur l'apparition d'un appareil de Weber dont on n'a aucune trace (appareil complet), pour certains groupes, avant le Tertiaire alors que l'on a la preuve de l'existence de ces groupes (par d'autres synapomorphies) bien avant (Gayet, 1985d).

Il est curieux de constater les faits paléontologiques suivants :

1) Jusqu'à ce jour, toutes les découvertes de Cypriniformes ou de Characiformes vrais, dont on peut étudier l'appareil de Weber, datent au mieux de l'Éocène inférieur pour les Cypriniformes (Grande, Eastman & Cavender, 1982) et de l'Oligocène pour les Characiformes (Gaudant, 1980). [Notons à ce propos que Patterson (1984a) en citant Gaudant (1980) donne un âge Éocène pour les Characiformes de Montmeyan, or, dans son article, Gaudant explique justement pourquoi l'âge éocène n'est pas approprié]. Lorsque des Poissons « Cypriniformes » ou « Characiformes » sont découverts dans des couches plus anciennes, et qu'il est possible d'étudier leur « appareil de Weber », on constate que celui-ci n'est pas conforme à l'état des appareils de Weber des formes actuelles et il y a les contestations que l'on connaît quant à la position systématique et aux relations phylogénétiques de ces fossiles (Patterson, 1984a).

2) Par contre, dès le Crétacé, des dents de Characiformes (Characidae) sont reconnues, et ce, sans contestation possible, dans le Maastrichtien de Bolivie (Gayet, 1982a ; de Muizon *et al.*, 1983, 1984) et dans le Paléocène du Maroc (Cappetta *et al.*, 1982). Un Characiforme, *Salminops*, provient du Cénomanien du Portugal (Gayet, 1985a, 1985d) ; son appareil de Weber est différent de celui des Characiformes actuels, mais il possède des caractères typiquement characiformes. Un os pharyngien de Cypriniforme a été découvert dans le Maastrichtien de Bolivie (Gayet, 1982c) et, enfin, nous avons vu le problème posé par *Chanoides*.

3) Les Siluriformes, qui, d'après Fink & Fink (1981 : 347) ne peuvent pas être aussi anciens que les Characiformes et les Cypriniformes, sont présents dans le Maastrichtien de Patagonie (Cione & Laffitte, 1980), de Bolivie (Wenz, 1969 ; de Muizon *et al.*, 1983, 1984) et en Amérique du Nord (Fitch, 1976). L'état excellent de conservation des exemplaires boliviens permet de remarquer que non seulement leur anatomie crânienne est semblable aux formes actuelles, mais leur appareil de Weber présente déjà toutes les caractéristiques d'un appareil de Weber de Siluroidei (donc différent des Gymnotoidei, dont les premières formes fossiles viennent d'être découvertes dans les couches cénozoïques de Bolivie) avec fusion des centra 2, 3 et 4 (Gayet, obs.pers.).

Par ailleurs, la position des Gymnotes, comme groupe frère apomorphe des Siluroidei ne me semble pas du tout satisfaisante. Les Gymnotes ont trop de caractères en commun avec les Characiformes (y compris une similitude de leur appareil de Weber) pour en être séparés. L'étude des Gymnotes de Bolivie apportera peut-être une argumentation dans ce sens. Enfin, une question relative aux Siluriformes peut être posée, mais restera pour le moment sans réponse : cet ordre doit-il bien être relié aux Ostariophysi ?

En conclusion, si je suis convaincue, pour le moment, de la monophylie des différents ordres (à l'exception de celui des Gonorhynchiformes qu'il me semble nécessaire de revoir), je le suis nettement moins de la monophylie des Characiphysi et des Otophysi. Je ne veux pas prendre position pour le moment, car, à mon avis, il manque visiblement une donnée essentielle pour la compréhension de ce super ordre et de ses composants. L'étude des Gonorhynchiformes (mémoire en préparation) ainsi que celle des Characiformes et surtout des Siluriformes et des Gymnotes fossiles d'Amérique du Sud (les

Source : MNHN, Paris

plus anciens connus jusqu'à présent) apporteront peut-être une solution aux problèmes posés, car je suis convaincue que les relations phylogénétiques de tout groupe ne peuvent pas être résolues par les formes actuelles seulement. Les formes fossiles compliquent généralement, plutôt qu'elles ne simplifient, le schéma phylétique mais elles apportent les facteurs temps et géographie qui manquent aux formes actuelles, informations précieuses que l'on ne peut pas négliger.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALEXANDER, R. McN., 1965. — Adaptation in the skull and cranial muscles of South American Characoid fish. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 45, n° 305 : 169-190, London.

ANDREWS, S. M., GARDINER, B. G., MILES, R. S. & PATTERSON, C., 1967. — *Pisces. In* : « The Fossil Record, a symposium with documentation ». *Geol. Soc. London*. eds. : 637-683, London.

D'AUBENTON, F. D., 1961. — Morphologie du crâne de *Cromeria nilotica occidentalis* Daget, 1954. *Bull. I.F.A.N.*, 23, sér. A, n° 1 : 131-164, Dakar.

BARNARD, K. H., 1947. — *A Pictorial Guide to South African Fishes Marine and Freshwater*, Cape Town, s. d., XVII + 226 p.

BERTMAR, G., 1959. — On the ontogeny of the chondral skull in Characidae, with a discussion on the chondrocranial base and the visceral chondrocranium in fishes. *Acta Zool.*, 40 : 203-364, Stockholm.

BUTLER, J. L., 1970. — Development of the Weberian apparatus of a Castostomid fish. *Proc. Iowa Acad. Sc.*, 67 : 532-543, Des Moines.

CAPPETTA, H., JAEGER, J. J., SABATIER, M., SIGÉ, B., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M. (1978) : Découverte dans le Paléocène du Maroc des plus anciens Mammifères euthériens d'Afrique. *Geobios*, 11 (2) : 257-263, Lyon.

CHARDON, M., 1968. — Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.*, sér. in-8°, *Sc. Zool.*, n° 169 : 1-277, Tervuren.

CIONE, A. L. & LAFFITE, G., 1980. — El primer Siluriforme (Osteichthyes, Ostariophysi) del Cretacico de Patagonia. Consideraciones sobre el area de diferenciacion de los Siluriformes. Aspectos biogeograficos. *Actas II Congr. Argentino Paleont. y Bioestr. y I Congr. Latinoam. Paleont.*, 2 : 35-46, Buenos Aires.

DAGET, J., 1964. — Le crâne des Téléostéens. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., nouv. sér., sér. A, Zool.*, 31 (2) : 163-341, Paris.

FINK, S. V. & FINK, W. L., 1981. — Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. Jour. Linn. Soc.*, 72 (4) : 297-353, London.

FINK, S. W., GREENWOOD, P. H. & FINK, W. L., 1984. — A critique of recent work on fossil ostariophysan fishes. *Copeia* 1984 (4) : 1033-1041.

FITCH, J. E., 1976. — *Vorhizia* Frizzell, a living fossil. *Abstr. Prog. Amer. Soc. Ichthyol. Herp. ann. meet.*, p. 68.

FOREY, P., 1973. — A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, suppl. 10 : 1-222, London.

GAUDANT, J., 1966. — Sur la nécessité d'une subdivision du genre *Anaethalion* White (Poisson, Téléostéen). *C. R. somm. Soc. géol. France*, 8 : 308-309, Paris.

GAUDANT, J., 1980. — *Eurocharax touraini* nov. gen., nov. sp. (Poisson Téléostéen, Ostariophysi) : Nouveau Characidae fossile des « calcaires à Bithynies » du Var. *Geobios*, n° 13, fasc. 5 : 683-703, Lyon.

GAUDANT, J. (mémoire en préparation). — Contribution à une révision de l'ichthyofaune oligocène des anciennes plâtrières d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône).

GAUDANT, M., 1977. — Sur la découverte dans le Crétacé de Laveiras (Portugal) du plus ancien Zéiforme connu. *Geobios*, 10 (3) : 487-488, Lyon.

GAUDANT, M., 1978a. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de la faune ichthyologique cénomanienne du Portugal : I — les « Acanthoptérygiens ». *Comun. Serv. géol. Portugal*, 63 : 105-149, Lisboa.

GAUDANT, M., 1978b. — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons téléostéens) du Cénomanien du Liban. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., nouv. sér., sér. C, Sc. de la Terre*, 61 : 1-124, Paris.

Source : MNHN, Paris

GAYET, M., 1980a. — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons cénomaniens du Liban, anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., nouv. sér., sér. C. Sc. de la Terre*, 64 : 1-149, Paris.

GAYET, M., 1980b. — Hypothèse sur l'origine des Ostariophysaires. *C. r. Acad. Sc.*, 290, sér. D : 1197-1198, Paris.

GAYET, M., 1981a. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. *Comun. Serv. géol. Portugal*, 67 (2) : 173-190, Lisboa.

GAYET, M., 1981b. — Considérations relatives à la paléoécologie du gisement cénomanien de Laveiras (Portugal). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 4e sér., 3, sect. C (4) : 311-315, Paris.

GAYET, M., 1982a. — Découverte dans le Crétacé de Bolivie des plus anciens Characiformes connus. C. *r. hebd. Acad. Sc.*, 294, sér. II : 1037-1040, Paris.

GAYET, M., 1982b. — Cypriniforme ou Gonorhynchiforme ? *Ramalichthys* nouveau genre du Cénomanien inférieur de Ramallah (Mont de Judée). C. *r. hebd. Acad. Sc.*, 295, sér. II : 405-407, Paris.

GAYET, M., 1982c. — Cypriniforme crétacé en Amérique du sud. *C. r. hebd. Acad. Sc.*, 295, sér. II : 1037-1040, Paris.

GAYET, M., 1982d. — Considération sur la phylogénie et la paléobiogéographie des Ostariophysaires. *Geobios*, mém. sp. 6 : 39-52, Lyon.

GAYET, M., 1985a. — Rôle de l'évolution de l'appareil de Weber dans la phylogénie des Ostariophysi, suggéré par un nouveau Characiforme du Cénomanien supérieur marin du Portugal. C. *r. Acad. Sc. Paris*, 300, sér. II, n° 17 : 895-898.

GAYET, M., 1985b. — Gonorhynchiforme nouveau du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Monts de Judée) : *Judeichthys haasi* (Pisces, Teleostei, Ostariophysi). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 4e sér., sect. C, n° 1 : 65-85.

GAYET, M., 1985c. — *Erratum* à la note de Mireille Gayet intitulée « Gonorhynchiforme nouveau du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Monts de Judée) : *Judeichthys haasi* (Pisces, Teleostei, Ostariophysi). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 4e sér., sect. C, n° 2.

GAYET, M., 1985d. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. Complément à la deuxième partie : Les Ostariophysaires. *Comun. Serv. géol. Portugal*, Lisboa, 71 (1).

GAYET, M. (sous presse). — Reply to Fink, Greenwood & Fink's paper. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*.

GAYET, M., & CHARDON, M. (sous presse). — Possible otophysical connections in some fossil and living ostariophysan fishes. *Vth Congr. Europ. Ichthyol.*, Stockholm, 1985.

GERY, J., 1962. — L'appareil protracteur buccal de *Bivibranchia* (Characoidei) (*I*) avec une note sur *Phractolaemus* (*Chanoidei*) (*Pisces*). *Vie et Milieu*, 13 (4) : 729-740, Paris.

GILTAY, L., 1934. — Note ichthyologique IX. Contribution à l'étude du genre *Xenopomatichthys* (Kneriidae). *Bull. Mus. Roy. Hist. nat. Belgique*, 10 (44) : 1-22, Bruxelles.

GOSLINE, W. A., 1944. — The problem of the derivation of the South American and African Freshwater fish faunas. *Ann. Acad. Brasil.*, 16, XVI, n° 3 : 211-223, Rio de Janeiro.

GOSLINE, W. A., 1960. — Contributions toward a classification of modern Isospondylous fishes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 6 (6) : 325-365, London.

GOSLINE, W. A., 1970. — A reinterpretation of the Teleostean fish order Gobiesociformes. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, Festschrift G. S. Myers, 38 (19) : 363-382, San Francisco.

GOSLINE, W. A., 1973. — Considerations regarding the phylogeny of Cypriniform fishes with special reference to structures associated with feeding., *Copeia*, n° 4 : 761-776,

GOSLINE, W. A., 1975. — The Cyprinid dermosphenotic and the subfamily Rasborinae. *Occas. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan* (673) : 1-13.

GRANDE, L., EASTMAN, J. T. & CAVENDER, T. M., 1982. — *Amyzon gosiutensis*, a new catostomid fish from the Green River formation. *Copeia* : 523-532, New-York.

GREENWOOD, P. H., ROSEN, D. E., WEITZMAN, S. H. & MYERS, G. S., 1966. — Phyletic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 131 (4) : 341-455, New-York.

GRONOVIUS, J. F., 1777. — Piscis plane novus nec unquam o Zoologis descriptus.

Source : MNHN, Paris

HOWES, G. J., 1976. — The cranial musculature and taxonomy of the characoid fishes of the tribes Cynodontini and Characini. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), *Zool.*, 37 : 127-198, London.

HOWES, G. J., 1978. — The anatomy and relationships of the Cyprinid fish *Luciobrama macrocephalus* (Lacépède). *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), *Zool.*, 34 (1) : 1-64.

HOWES, G. J., 1980. — The anatomy, phylogeny and classification of Barbiine cyprinid fishes. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), *Zool.*, ser., 37 (3) : 129-198, London.

HOWES, G. J., 1985. — Cranial muscles of Gonorhynchiform fishes, with comments on generic relationships. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), *Zool.*, 49 (2) : 273-303, London.

JORDAN, D. S., 1905. — *A guide to the study of fishes*. Henry Holt and Co., 2, xxii + 599 p., New-York.

JORDAN, D. S., 1923. — A classification of fishes, including families and genera as far as known. *Stand. Univ. Publ., Univ. ser., Biol. Sc.*, 3 : 79-243, Standford.

KINDRED, J. E., 1919. — The skull of *Amiurus. Illin. Biol. Monogr.*, 5 : 3-120, Urbana.

KULSHRESTHA, S. K., 1977. — Development of the Weberian apparatus in Indian major carp *Labeo rohita* (Ham.). *Anat. Anz*, 141 : 433-444,

LENGLET, G., 1974. — Contribution à l'étude des Kneriidae. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 104 : 51-103, Bruxelles.

LUNDBERG, J. G. & BASKIN, J. N., 1969. — The caudal skeleton of the catfishes, order Siluriformes. *Amer. Mus. Nov.*, n° 2398 : 1-49.

MCALLISTER, D. E., 1968. — Evolution of Branchiostegals and Classification of Teleostome Fishes. *Nat. Mus. Canada Bull.*, 221 : 1-239, Ottawa.

MILLER, R. R., 1958. — Origin and affinities of the freshwater fish fauna of Western North America. *Zoogeogr., Amer. Assoc. Adv. Sc.* : 187-222,

MOOKERJEE, H. K., GANGULI, D. N. & MOOKERJEE, P. S., 1952. — On the structure of the vertebral column and the weberian apparatus ossicles in the carp-minnow, *Esomus dauricus. Proc. Zool. Soc. Bengal*, 5 (2) : 167-182, Dhaka.

MONOD, Th., 1963. — Sur quelques points de l'anatomie de *Gonorhynchus gonorhynchus* (Linné 1766). *Mém. IFAN*, n° 68, *mél. ichth.* : 255-305, Dakar.

DE MUIZON, Ch., GAYET, M., LAVENU, A., MARSHALL, L. G., SIGÉ, B. & VILLARROEL, C., 1983. — Late Cretaceous Vertebrates, including Mammals, from Tiupampa, Southcentral Bolivia. *Geobios*, 16 (6) : 747-753, Lyon.

DE MUIZON, Ch., GAYET, M., LAVENU, A., MARSHALL, L. G. & VILLARROEL, C., 1984. — Observation to the note by Ch. de Muizon, M. Gayet, A. Lavenu, L. Marshall, B. Sigé & C. Villarroel entitled « Late cretaceous vertebrates, including Mammals, from Tiupampa, Southcentral Bolivia ». *Geobios*, 17 (2) : 251-252, Lyon.

MYERS, G. S., 1966. — Derivation of the freswater fish fauna of Central America. *Copeia*, n° 4 : 766-773, New-York.

NELSON, E. M., 1948. — The comparative morphology of the Weberian apparatus of the *Castotomidae* and its significance in systematics. *J. Morph.*, 83, n° 2 : 225-245, Philadelphia.

NOVAČEK, M. J. & MARSHALL, L. G., 1976. — Early biogeographic history of Ostariophysan fishes. *Copeia*, n° 1 : 1-12, New-York.

OBRHELOVA, N., 1967. — Cyprinoide (Pisces) aus dem Hangenden des Miozänen Brankohlenflözes Nordböhmens. *Palaeontogr.*, 126, abt. A : 14-179, Stuttgart.

OBRHELOVA, N., 1970. — Die Osteologie der Vorläufer von *Tinca tinca* (Pisces) aus dem Süßwassertertiär der CSSR. *Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol.*, 16 : 99-209, Dresden.

OBRHELOVA, N., 1971. — Vergleichende Osteologie der Gattung *Leuciscus* (Pisces) aus tertiäre Schichten der nördlichen und westlichen CSSR. *Paläontogr.* Abh. A, 4 (3) : 549-660, Stuttgart.

PASLEAU, F., 1974. — Recherches sur la position phylétique des Téléostéens gonorhynchiformes basées sur l'étude de l'ostéologie et de la myologie céphalique. *Mém. Lic. Sc. Zool. Univ. Liège* : 1-80, Liège.

PATTERSON, C., 1970. — Two upper cretaceous Salmoniform fishes from the Lebanon. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*) *Geol.*, 19 (5) : 208-296, London.

PATTERSON, C., 1975a. — The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, sér. A, 88 : 156-173, Paris.

Source : MNHN, Paris

PATTERSON, C., 1975b. — The braincase of Pholidophorid and Leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Philosoph. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, 269 : 275-579, London.

PATTERSON, C., 1984a. — *Chanoides*, a marine Eocene otophysan fish (Teleostei, Ostariophysi). *Journ. Vert. Paleont.* 4 (3) : 430-456, Lawrence.

PATTERSON, C., 1984b. — Family Chanidae and other teleostean fishes. *In* : *Living fossils*, N. Eldredge & S. Stanley Eds., Springer-Verlog, New-York.

PATTERSON, C. & ROSEN, D. E., 1977. — Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifing fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 158 : 81-172, New-York.

PERKINS, Ph. L., 1970. — *Notogoneus osculus* Cope, an Eocene fish from Wyoming (Gonorhynchiformes, Gonorhynchidae). *Postilla* 147 : 1-18, New-Haven.

RAMASWAMI, L. S., 1952a. — Skeleton of Cyprinoid Fishes in relation to phylogenetic studies. I — The systematic position of the genus *Gyrinocheilus* Vaillant. *Proc. Nat. Inst. Sc. India*, 38, n° 2 : 125-140, New-Delhi.

RAMASWAMI, L. S., 1952b. — Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. II — The systematic position of *Psilorhynchus* McClelland. *Proc. Nat. Inst. Sc. India*, 38, n° 2 : 141-150, New-Delhi.

RAMASWAMI, L. S., 1952c. — Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. III — The skull and other skeletal structures of Homalopterid fishes. *Proc. Nat. Inst. Sc. India*, 38, n° 6 : 495-518, New-Delhi.

RAMASWAMI, L. S., 1952d. — Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. IV — The skull and other skeletal structures of Gastromyzonid fishes. *Proc. Nat. Inst. Sc. India*, 38, n° 6 : 519-538, New-Delhi.

RAMASWAMI, L. S., 1953. — Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 5. The skull and the gasbladder capsule of the Cobitidae. *Proc. Nat. Inst. Sc. India*, 19, n° 3 : 323-347, New-Delhi.

RAMASWAMI, L. S., 1955a. — Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 6. The skull and weberian apparatus in the subfamily Gobioninae (Cyprinidae). *Acta Zool.*, 36, n° 3 : 127-137, Stockholm.

RAMASWAMI, L. S., 1955b. — Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. 7. The skull and weberian apparatus of Cypininae (Cyprinidae). *Acta Zool.*, 36, n° 2 : 199-242, Stockholm.

REGAN, C. T., 1911. — The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. — 1. Cyprinoidea. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 8 (8) : 13-32, London.

RICHARDSON, J., 1843. — Contribution to the ichthyology of Australia. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 11 (73), art. 63 : 489-498, London.

RIDEWOOD, W. G., 1904. — On the cranial osteology of the Clupeoid fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 448-495.

RIDEWOOD, W. G., 1905. — On the skull of *Gonorhynchus Greyi*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, 15 : 361-372, London.

ROBERTS, T. R., 1967. — Tooth formation and replacement in Characoid fishes. *Stand Ichth. Bull.*, 8, n° 4 : 231-247, Standford.

ROBERTS, T. R., 1969. — Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus, Salminus, Hoplias, Ctenoluchus* and *Acestrorhynchus*. *Proc. Calif. Acad. Sc.* (4), 36 : 391-500, San Francisco.

ROBERTS, T. R., 1973. — Interrelationships of Ostariophysans. *In : Interrelationships of fishes*, P. H. Greenwood, R. S. Miles & C. Patterson eds. *Acad. Press* : 373-395, London.

ROBERTS, T. R., 1974. — Osteology and classification of the Neotropical characoid fishes of the families Hemiodontidae (including Anodontinae) and Parodontidae. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 146 : 411-472, Harvard.

ROSEN, D. E., 1973. — Interrelationships of higher euteleostean fishes. *In : Interrelationships of fishes*, P. H. Greenwood, R. S. Miles & C. Patterson eds, *Acad. Press* : 397-513, London.

ROSEN, D. E. & GREENWOOD, P. H., 1970. — Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorhynchiform fishes. *Amer. Mus. Nov.*, 2428 : 1-25, New-York.

SAGEMELH, M., 1885. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III Das Cranium der Characiniden nebts allgemeinen Bemerkungen über die mit einen Weber'schen Apparat versehenen Phytostomen-familien. *Morph. Jahrb.*, 10 (1884) : 1-119, Leipzig.

SAWADA, Y., 1982. — Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidei, Cypriniformes). *Mem. Fac. Fisheries, Hokkaido Univ.*, 28 : 63-223, Hokkaido.

STARKS, E. C., 1926. — Bones of the ethmoid region of the fish skull. *Standf. Univ. Publ., Biol. Sc.*, 4 : 137-338, Standford.

Source : MNHN, Paris

TAVERNE, L., 1974. — Sur l'origine des Téléostéens gonorhynchiformes. *Bull. Soc. belge. Géol.*, 83 (1) : 55-60, Bruxelles.

TAVERNE, L., 1981. — Ostéologie et position systématique d'*Aethalionopsis robustus* (Pisces, Teleostei) du Crétacé inférieur de Bernissart (Belgique) et considérations sur les affinités des Gonorhynchiformes. *Bull. Class. Sc.*, 5e sér., 68 (1981-12) : 958-982, Bruxelles.

TAVERNE, L., 1984. — A propos de *Chanopsis lombardi* du Crétacé inférieur du Zaïre (Teleostei, Osteoglossiformes). *Rev. Zool. afr.*, 98 (3) : 578-590.

THYS VAN DER AUDENAERDE, D. F. E., 1961. — Anatomie de *Phractolaemus ansorgei* Blgr. et la position systématique des Phractolaemidae. *Ann. Mus. Roy. Afr. centr.*, sér. 8, *Zool. Sc.*, 103 : 101-167, Tervuren.

TODD, D., 1974. — A revision of certain clupeoid with special reference to the 'Double-armoured herings'. *Phd. Thesis. Univ. of London* : 1-269, London.

TOOMBS, H. A., 1948. — The use of acetic acid in the development of Vertebrate fossils. *Museum's Journ.*, 48 : 54-55.

TOOMBS, H. A., 1959. — The use of acetic acid in the development of vertebrate fossils. *Curator*, 2 : 304-312, London.

TOOMBS, H. A., & RIXON, A. E., 1950. — The use of acetic acid in the « transfert method » of preparing fossils. *Museum's Journ.*, 50 : 105-107.

VALENCIENNES, M. A., 1836. — Les Poissons : *in* « *Le règne animal* », G. Cuvier, Fortin, Masson et Cie eds, Paris, texte : 1-392.

VANDERVALLE, P., 1974. — Contribution à l'étude anatomique et fonctionnelle de la région céphalique de *Gobio gobio* (L.) (Pisces, Cyprinidae). 3. Les os, les muscles et les ligaments. *Forma et functio*, 8 : 331-360, Vieweg.

VANDERVALLE, P., 1977. — Particularités anatomiques de la tête de deux poissons cyprinidés *Barbus barbus* (L.) et *Leuciscus leuciscus* (L.). *Bull. Class. Sc.*, 5e sér., 63, 1977-5 : 469-479.

VANDERVALLE, P. & CHARDON, M., 1981. — Réflexion sur les rapports entre forme, structure et fonction chez des Poissons de la famille des Cyprinidae. *Cybium*, 3e sér., 5 (3) : 67-70, Paris.

VARI, R. P., 1979. — Anatomy, relationships and classification of the families Citharidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), *Zool.* ser., 36 (5) : 261-344, London.

VARI, R. P., 1983. — Phylogenetic Relationships of the Families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae (Pisces : Characiformes). *Smith. Contr. Zool.*, 378 : 1-60.

VEIGA FERREIRA, O. DA, 1961. — Fauna ichtyologica do Cretacico de Portugal. *Comun. Serv. géol. Portugal*, XLV : 251-278, Lisboa.

WATSON, J. W., 1939. — The development of the Weberian ossicles and anterior vertebrate in the Goldfish. *Proc. Roy. Soc. London* (B), 127 : 452-472, London.

WEITZMAN, S. H., 1962. — The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanf. Ichth. Bull.*, 8, n° 1 : 1-77, Stanford.

WENZ, S., 1969. — Note sur quelques Poissons actinoptérygiens du Crétacé supérieur de Bolivie. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (7), 11 : 434-438, Paris.

WENZ, S., 1984. — *Rubiesichthys gregalis* n. g., n. sp., Pisces Gonorhynchiformes, du Crétacé inférieur du Montsech (Province de Lerida, Espagne). *Bull, Mus. natn. Hist. nat.*, 4e sér., 6 (3), sect. C : 275-285.

XIENWEN, W., YIYU, C., XIANGLIN, C. & JINGXING, C., 1981. — A taxonomical system and phylogenetic relationship of the families of the suborder Cyprinoidei (Pisces). *Acad. Sinica*, 24, n° 4 : 563-572, Beijing.

distribué le 15 mai 1986

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

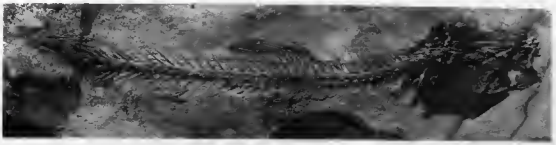
Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Ramallichthys orientalis Gayet 1982.

FIG. 1. — Vue générale de l'holotype (EY.386).
FIG. 2. — Vue générale de la tête de l'holotype (EY.386).
FIG. 3. — Détail de la partie antérieure du museau de l'holotype (EY.386).
FIG. 4. — Nageoire pelvienne gauche de l'individu EY.133, montrant les crochets de l'hémi-lépidotriche extérieur.

Source : MNHN, Paris



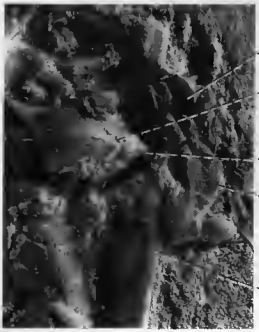
1

0 10mm

2

0 2mm

3



0 1mm

4

0 2mm

BIBL. DU MUSEUM PARIS

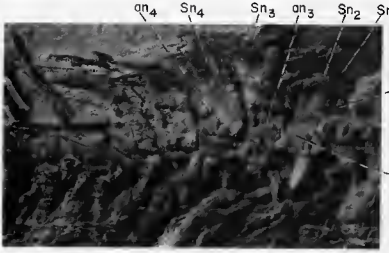
Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

Ramallichthys orientalis Gayet 1982.

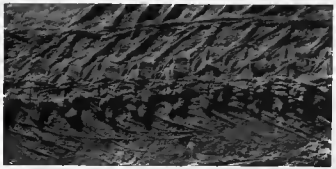
FIG. 1. — Vertèbres antérieures de l'holotype (EY.386).
FIG. 2. — Vertèbres abdominales de l'individu EY.426.
FIG. 3. — Épineuraux bifurqués de la région anale (holotype EY.386).
FIG. 4. — Épihémaux bifurqués de la région anale (individu EY.426).
FIG. 5. — Squelette caudal de l'individu EY.426.

Source : MNHN, Paris

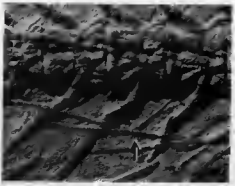


1

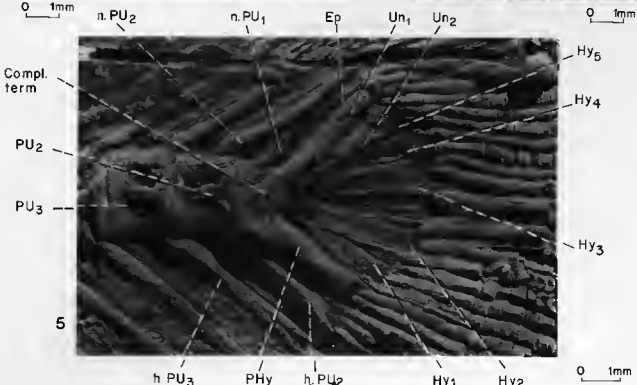
3



2



4



5

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Dépôt légal : Février 1986.
IMPRIMERIE NATIONALE
5 564 013 T 76

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

29 MAI 1986

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alytes. Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), 25, rue Cuvier, 75005 Paris.
Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Artbropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.
Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Etbnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.
Cryptogamie (Mycologie, Algologie, Bryologie et Lichénologie). Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Pbanérogamie.
Flore du Cameroun. Laboratoire de Pbanérogamie.
Flore du Gabon. Laboratoire de Pbanérogamie.
Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Pbanérogamie.
Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.
Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Etbnozoologie.
Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.
Revue d'Écologie et Riologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.
Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Revue de Nématologie. Laboratoire de Zoologie (Vers).

Source : MNHN, Paris